BEITRAG

ZUR

KENNTNIS DER MUSKULATUR

DER

HETEROPODEN UND PTEROPODEN.

ZUGLEICH EIN BEITRAG ZUR MORPHOLOGIE DES MOLLUSKENFUSSES.

ABHANDLUNG

ZUR

ERLANGUNG DES DOKTORGRADES DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

GEORG KALIDE

AUS NEUMARKT IN SCHL.

MIT DREI HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG

WILHELM ENGELMANN

1888.

(Separat-Abdruck aus: Zeitschrift für wissensch. Zoologie. XLVI. Band.)

SEINER THEUREN MUTTER

GEWIDMET

VOM VERFASSER.



I.

In dem morphologischen Theile seiner Arbeit »Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden«[1] charakterisirt GRENACHER den Fuß der Mollusken folgendermaßen: »Er ist ein wahrer Proteus, der sich keiner bestimmten Form fügen und eben so wenig zu einer bestimmten Funktion bequemen will. Er kann sich, wenn man den Autoritäten folgt, der Länge nach gliedern und dabei sowohl ganz vorn, wie ganz hinten auftreten; er theilt sich aber eben so gut der Quere nach, und weder die Gesetze der Zahl, noch die der Symmetrie haben für ihn Bedeutung.« Treffender kann kaum die Unsicherheit gekennzeichnet werden, welche in der morphologischen Deutung der einzelnen Gebilde, die man in der Vielgestaltigkeit und verschiedenen Gruppirung ihres Auftretens als Fuß bezeichnet hat, bis dahin herrschte. In den 13 Jahren, die seit dem Erscheinen der Arbeit GRENACHER's verflossen sind, ist diese Unsicherheit durchaus nicht gehoben worden, im Gegentheil, dadurch, dass einige neue Hypothesen aufgestellt, und mit ihnen einige neue Bezeichnungen für bereits benannte Theile des Fußes eingeführt wurden, ist die Verwirrung nur noch größer geworden. Die verschiedenartigsten Auffassungen und Meinungen stehen sich gegenüber, von denen aber keine sich über den Werth einer Hypothese erhebt, wenn auch, wie ich hoffe beweisen zu können, die von GRENACHER aufgestellten Ansichten in allem Wesentlichen das Richtige getroffen haben. Ich werde später Gelegenheit nehmen, die verschiedenen bisher aufgestellten Hypothesen über die Morphologie des Molluskenfußes,

[1] Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XXIV. p. 457.

so weit sie mir von Belang erschienen und so weit sie mir zugänglich waren, aufzuführen und zu besprechen.

Die vorliegende Arbeit soll ein Beitrag zur Lösung der über jenen Gegenstand herrschenden Streitfragen sein und zwar versucht sie, dieselbe durch die vergleichende Betrachtung des Muskelsystems der Mollusken herbeizuführen. Dass auf diesem Wege alle streitigen Punkte ihre Erledigung finden werden, ist von vorn herein nicht zu erwarten; hat doch selbst die vergleichende Embryologie, die beste Rathgeberin in allen Fragen, in denen es sich um die morphologische Gleichwerthigkeit zweier Organe handelt, in dem vorliegenden Falle die meisten dieser Streitfragen bis jetzt offen gelassen, und noch weniger hat die vergleichende Betrachtung anderer Organsysteme weitgehende und sichere Aufschlüsse zu geben vermocht.

Von den vergleichend-anatomischen Arbeiten ist mir keine bekannt geworden, welche das Muskelsystem der Mollusken herangezogen hätte, um durch vergleichendes Studium desselben die morphologische Äquivalenz in den Fußbildungen des Molluskenkörpers zu prüfen und festzustellen. Überhaupt ist das Muskelsystem in der großen Zahl von Arbeiten, die sich mit Mollusken beschäftigen, meist sehr stiefmütterlich behandelt worden. Zwar ist es häufig der Gegenstand histologischer Untersuchung gewesen, aber nur in wenigen Fällen sind seine Lagerungsverhältnisse berücksichtigt worden. Auch da ist dies nur kurz und beiläufig geschehen, wo das Studium des Muskelsystems so wenig Schwierigkeiten bietet, wie bei den Heteropoden. Einmal, weil hier die Lagerungsverhältnisse der Muskulatur wegen der Durchsichtigkeit des ganzen Körpers unschwer zu erkennen sind, dann aber auch, weil sie bis jetzt keiner genaueren Betrachtung unterzogen worden sind, habe ich die Heteropoden zum Ausgangspunkte meiner Studien genommen. Vor Allem jedoch geschah dies desshalb, weil bei ihnen (nach Huxley und anderen Autoren) der Fuß am deutlichsten und sehr weitgehend differenzirt ist.

Die Muskulatur der Heteropoden.

Die Litteratur, welche die Muskulatur der Heteropoden in dem von mir angedeuteten Sinne behandelt, ist eine sehr geringe. Es sind nur folgende Schriften zu nennen, welche hier in Betracht kommen:

1) »Der Bau der Heteropoden.« Zool. Untersuchungen von R. Leuckart. Heft 3. Gießen 1854.

2) »Untersuchungen über die Pteropoden und Heteropoden« von Carl Gegenbaur. Leipzig 1854.

3) »Klassen und Ordnungen des Thierreichs« von Bronn-Keferstein.

Die erste dieser Arbeiten ist von den in Betracht kommenden diejenige, welche uns in der Kenntnis der Heteropodenmuskulatur am meisten fördert. Die vorzüglich an Firolaceen angestellten und von LEUCKART in der erwähnten Schrift wiedergegebenen Untersuchungen gewähren uns ein Bild, das die Muskulaturverhältnisse der Heteropoden in großen Zügen veranschaulicht. Es wird meine Aufgabe sein, dieses Bild in seinen Details genauer auszuführen. Die Arbeit von GEGENBAUR bestätigt im Wesentlichen die Angaben LEUCKART's, doch finden sich auch einige Abweichungen, auf die ich besonders aufmerksam machen werde. Dann soll noch die in den »Klassen und Ordnungen« gegebene Beschreibung der Heteropodenmuskulatur Berücksichtigung erfahren, nicht weil sie viel Neues brächte, als vielmehr desshalb, weil einige darin enthaltene Angaben der Korrektur bedürfen. Zur eingehenderen Kenntnisnahme der von den Autoren wiedergegebenen Thatsachen verweise ich auf die Originalarbeiten. — Andere Arbeiten, welche auf die Muskulatur der Heteropoden näher eingingen, sind mir nicht bekannt geworden. Einige Notizen PANETH's[1] über diesen Gegenstand erfahren später noch Berücksichtigung.

Da die Lagerungsverhältnisse der Heteropodenmuskulatur eben nur beiläufig studirt worden sind, so dürfte ihre Schilderung wohl einige neue Thatsachen zu Tage fördern. Es wird mir aber auch häufig Gelegenheit gegeben sein, auf Irrthümer früherer Autoren hinzuweisen. Es soll dies, damit der Fortgang der Beschreibung nicht gestört wird, in Anmerkungen unter dem Text geschehen.

Leider war es mir nicht vergönnt, je einen Vertreter der drei Familien der Heteropoden meiner Beobachtung unterwerfen zu können, vielmehr stand mir nur Pterotrachea und Carinaria, als Vertreter der Firolaceen und Carinarieen, zur Verfügung. Atlanta konnte ich nicht erhalten. Jedoch glaube ich bei dem in allem Wesentlichen übereinstimmenden Verhalten der Muskulatur von Pterotrachea und Carinaria, dass auch die nicht zur Untersuchung gelangte Familie der Atlantaceen nicht allzu große Abweichungen aufweisen wird. Die zur Beobachtung verwertheten Individuen waren Spiritusexemplare von:

Pterotrachea coronata,
Pterotrachea mutica und
Carinaria mediterranea.

Was endlich die Methode betrifft, die bei der Untersuchung der Heteropoden sowohl als der Pteropoden zur Anwendung kam, so war

[1] Beiträge zur Histologie der Pteropoden und Heteropoden. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIV.

dieselbe eine äußerst einfache. Das gewöhnlichste zoologische Handwerkszeug, wie Nadeln, Schere etc. genügt, um mit Hilfe von Lupe und Mikroskop alle Lagerungsverhältnisse der Muskulatur aufzudecken.

Wir gehen nun zur Beschreibung der letzteren über, wobei jedoch hier wie auch fernerhin diejenigen Muskeln unberücksichtigt bleiben werden, welche inneren Organsystemen angehören, denn einerseits sind sie bereits beschrieben, andererseits sind sie für mich in so fern bedeutungslos, als sie zu den Fußbildungen in keiner Beziehung stehen.

a. Pterotrachea.

Eine Beschreibung der äußeren Körperform halte ich für überflüssig, da die letztere bereits wiederholt in Wort und Bild dargestellt worden ist. Nur möchte ich, ehe ich zur Schilderung der Muskulatur übergehe, noch erwähnen, dass ich bei Ortsbestimmungen wie »oben« und »unten« das Thier nicht in seiner natürlichen Lage, mit den Flossen nach oben, gedacht wissen will, sondern umgekehrt, wie es ein Vergleich mit anderen Mollusken verlangt. Dasselbe gilt später für Carinaria.

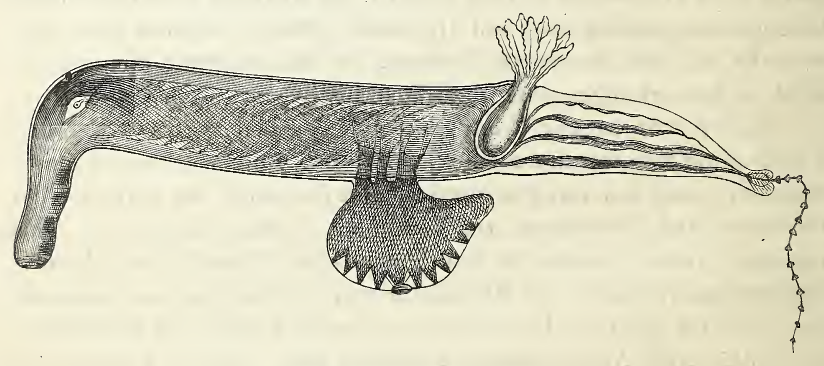


Fig. 1. Pterotrachea coronata.

Die Muskulatur des Rüssels von Pterotrachea besteht vorwiegend aus Längsmuskelfasern, die gleichmäßig neben einander liegend ein sich überall gleich verhaltendes, zusammenhängendes Muskelstratum bilden. Nur auf der Rückenseite ist dieser Muskelschlauch durch einen in der Medianlinie liegenden muskelfreien Streifen unterbrochen[1], der

[1] GEGENBAUR giebt (p. 157) irrthümlich an, dass der Muskelschlauch im Rüssel von Pterotrachea vollständig geschlossen sei.

nach vorn sich verjüngend bis zur Mundöffnung reicht, nach hinten in den Körper eintritt und sich bis zum Eingeweidesacke fortsetzt. Wir wollen ihn als die »Rückenlinie« bezeichnen.

Der Längsmuskulatur liegt nach außen auf der Bauchseite bis etwa zu halber Höhe des Rüssels eine Ringmuskulatur auf. Sie besteht ebenfalls aus dicht neben einander liegenden Muskelfasern, die aber nicht eine gleichmäßige Schicht bilden, sondern durch Anhäufung an einzelnen Stellen Verdickungen entstehen lassen, welche durch Intervalle mit schwächerer Muskulatur getrennt sind. Um die Mundöffnung herum ist die Ringmuskulatur vollkommen geschlossen und tritt hier in besonderer Mächtigkeit auf. Nach rückwärts wird sie allmählich schwächer und erreicht ihren Abschluss an der Stelle, wo der Rüssel in den eigentlichen Körper übergeht.

Diese Stelle ist auf der Rückenseite gekennzeichnet durch das Auftreten des Kopfganglions und der rechts und links von ihm gelegenen Augen mit den beiden Gehörbläschen. Kurz davor trennt sich die Längsmuskulatur des Rüssels. Je ein breites Muskelband tritt durch den schmalen Isthmus, der jederseits zwischen Kopfganglion und Auge liegt, in den Körper ein und setzt sich, die dorsale Mittellinie in gleicher Weise wie im Rüssel respektirend, bis zum Eingeweidesacke hin fort. Wir wollen diese beiden Bänder rechts und links von der »Rückenlinie« als »Rückenstreifen« bezeichnen.

Die übrige Masse der Längsmuskulatur des Rüssels weicht vor den Augen nach unten aus. Ein Theil ihrer Faserelemente zeigt ein ganz ähnliches Verhalten wie die beiden Rückenstreifen, indem sie sich in zwei Längsbändern, die wir »Bauchstreifen« nennen wollen, zu beiden Seiten der von Muskelfasern frei bleibenden ventralen Mediane, der »Bauchlinie«, bis zum Eingeweidesacke hin fortsetzen. Die in die »Bauchstreifen« nicht aufgenommenen Muskelfasern wenden sich hinter den Augen wieder nach oben und schließen sich den »Rückenstreifen« an.

Zwischen den Rücken- und den Bauchstreifen finden sich zu beiden Seiten des Körpers, zwei in diagonaler Richtung verlaufende Muskelfaserzüge, deren Elemente sich unter einem Winkel von etwa 70° schneiden. Die Fasern des oben aufliegenden Muskelstratums halten die Richtung der von »vorn oben« nach »hinten unten« gehenden Diagonale inne. Sie zweigen sich gleichmäßig neben einander liegend von den Rückenstreifen ab, bilden in ihrem ganzen Verlaufe, der die Figur eines sehr schräg liegenden, schwach gebogenen **S** nachahmt, eine zusammenhängende Faserschicht und schließen sich unten in gleichmäßigem Übergange den Längsmuskelfasern der Bauchstreifen an.

Einen ähnlichen Verlauf, aber in umgekehrter Richtung, nehmen die Faserelemente der darunter liegenden Diagonalmuskulatur[1]. Sie gehen von »vorn unten« nach »hinten oben« und beschreiben dabei ebenfalls ein **S**, das aber steiler aufgerichtet ist als jenes. Auch bilden sie nicht überall eine gleichmäßige Schicht neben einander liegender Muskelfasern; vielmehr treten sie in Bündel zusammengefasst aus den Bauchstreifen heraus und eben so treten sie wieder in Bündeln in die Rückenstreifen ein. Dazwischen jedoch breiten sich die einzelnen Bündel »unter Vermehrung ihrer Elemente« — wie GEGENBAUR sich in ähnlichen Fällen ausdrückt — flächenartig aus, bis die Grenzen zwischen ihnen verschwinden, so dass hier ebenfalls eine einzige gleichmäßige Schicht neben einander liegender Muskelfasern zu Stande kommt.

Man muss dieses untere Muskelstratum als die Fortsetzung desjenigen Theiles der Längsmuskulatur des Rüssels betrachten, welcher vor den Augen nach unten ausweicht, während das obere Stratum die Ausstrahlung des anderen Theiles jener Muskulatur ist, welcher zwischen Kopfganglion und Augen hindurchtritt und in seiner Fortsetzung die

[1] Weder LEUCKART noch GEGENBAUR äußern sich darüber, welches das obere und welches das untere Muskelstratum sei. GEGENBAUR giebt an, es seien zwei mit kreuzweisem Faserverlauf über einander gelagerte, nur schwer von einander trennbare Schichten vorhanden (p. 157). — LEUCKART spricht von einer Trennung des Muskelschlauches in zwei über einander liegende Schichten mit gekreuztem Faserverlauf. Diese Trennung ist am vollständigsten im Rüssel durchgeführt, wo Ringfasern und Längsfasern je eine zusammenhängende Muskellage bilden. »In dem Rumpfe ändert sich dies Verhältnis, indem die Ringfaserschicht in zwei Seitenhälften zerfällt, die Rücken und Bauch in der Mittellinie frei lassen. Die Fasern dieser Seitenmuskeln haben einen bogenförmigen Verlauf und sammeln sich an ihren Enden in flügelförmige Bündel, mit denen sie sich zwischen den Bündeln der Längsfaserschicht verlieren. So weit die letzteren nun aber von diesen Seitenmuskeln bedeckt sind, geben sie ihre ursprüngliche Längsrichtung auf. Sie verwandeln diese in eine schräge, so dass man fast sagen könnte, dass die Seitenmuskeln unserer Thiere von zwei kreuzweis gelagerten schrägen Faserzügen gebildet würden« (p. 12). LEUCKART fasst also das eine Muskelstratum des Rumpfes noch als Längsmuskulatur auf, das andere dagegen als Ringmuskulatur, die er der im Rüssel vorhandenen gleichstellt. Diese Auffassung ist unhaltbar, denn wir sahen, dass im Rüssel die Ringmuskulatur die obere Lage bildet, während im Rumpfe dasjenige Muskelstratum, welches LEUCKART als Ringmuskulatur bezeichnet, die untere Lage der Diagonalmuskulatur ausmacht. Dass die beiden Schichten, welche LEUCKART in gleicher Weise als Ringmuskulatur bezeichnet, von einander streng geschieden werden müssen, ergiebt sich ferner auch daraus, dass bei Carinaria, wie wir später sehen werden, die Ringmuskulatur des Rüssels sich in den Körper fortsetzt und dabei über den auch hier vorhandenen beiden sich kreuzenden Muskelstraten liegt, also doch nicht mit dem inneren derselben identisch sein kann.

Rückenstreifen bildet. Dieses Verhalten wird klarer und deutlicher werden durch die Analogien, die sich bei Carinaria finden.

Nach hinten zu lassen sich die beiden sich kreuzenden Muskelstraten bis in die Nähe der Flosse verfolgen. Kurz vor derselben hört die Abzweigung der von »vorn unten« nach »hinten oben« verlaufenden Muskelfasern auf, während die des darüber liegenden Stratums allmählich wieder in die Längsrichtung übergehen. Sie schließen sich dabei den nach hinten zu etwas konvergirenden Rücken- und Bauchstreifen an, so dass sie mit ihnen zusammen nun hinter der Flosse einen zusammenhängenden Schlauch längsverlaufender Muskelfasern bilden, der, wenn man absieht von der auch hier vorhandenen muskelfreien Bauch- und Rückenlinie, vollkommen geschlossen ist. Diese Längsmuskulatur verschmälert sich, je mehr sie sich dem Eingeweideknoten nähert, und tritt, unter ihm hinziehend, nur in einzelnen schwachen Strängen in den Schwanz ein, wo dieselben in ihrem weiteren Verlaufe nach hinten wieder verschieden an Stärke zunehmen[1]. In die Wände des Eingeweideknotens aber treten keine Muskelfasern ein.

Im Schwanze lassen sich vier Paare von Längsmuskelbändern unterscheiden, von denen das oberste das schwächste ist. Seine Schenkel vereinigen sich in ihrem Verlaufe nach hinten in der Medianebene zu einem unpaaren Muskelstrange, der nach unten biegend in einen eben solchen Muskelstrang, hervorgegangen aus der Vereinigung des zweiten, etwas stärkeren Bänderpaares, eintritt. In gleicher Weise verbinden sich die Schenkel des dritten Paares, welches von allen das stärkste ist. Der so entstehende unpaare Strang nimmt dann im weiteren Verlaufe nach hinten die Vereinigung des zweiten Paares auf. An dieser Stelle etwa treten auch die beiden Bänder des vierten, dem dritten an Stärke wenig nachstehenden Muskelpaares zusammen, nachdem sie vorher bereits zweimal durch Kommissuren mit einander in Verbindung getreten sind. Wir haben es also jetzt nur noch mit zwei unpaaren, über einander liegenden Muskelbändern zu thun, die in der Medianebene verlaufend bald in die Horizontalflosse, — welchen Ausdruck Leuckart für die kartenherzförmige, horizontale Erweiterung am Ende des Schwanzes anwendet, — eintreten. An dieser Stelle nähern sich die beiden Bänder in Folge der Verengung des Schwanzes bedeutend. In der Horizontalflosse selbst beschreiben sie je einen flachen Bogen, dessen Konkavität nach innen liegt, und gehen am Ende der Flosse, dort wo sich der Einschnitt befindet, ganz in einander über. Ihre Fort-

[1] Nach Bronn-Keferstein (p. 817) steht die Muskulatur des Schwanzes mit der des Rumpfes in keinem Zusammenhang, während bereits in der Arbeit Gegenbaur's das richtige Verhalten angegeben ist.

setzung tritt nach den Autoren in den Schwanzfaden ein und giebt diesem seine Beweglichkeit. Ich kann dieses Verhalten in so fern nicht bestätigen, als meinen Weingeistexemplaren dieser fadenförmige Schwanzanhang fehlte. Das obere Muskelband der Horizontalflosse ist nicht einfach, sondern wird durch einen vertikalen Spalt in eine rechte und linke Hälfte zerlegt, die nur an der Basis und am Ende der Horizontalflosse in einander übergehen. Es bleiben noch zwei Längsmuskeln zu erwähnen, die von der Vereinigung der beiden Muskelbänder am Ende der Horizontalflosse ausgehend die letztere jederseits in einem ihrem Rande etwa gleichlaufenden Bogen durchziehen und vorn mit ihren Fasern — wie mir schien — in das unterste Bänderpaar kurz vor dessen Vereinigung übergehen.

Außer den in Längsrichtung verlaufenden Muskelbändern besitzt die Horizontalflosse noch eine Quermuskulatur, welche zwei Lagen unterscheiden lässt, eine obere und eine untere, oder genauer, eine dorsale und eine ventrale. Jede derselben wird aus einzelnen, in regelmäßigen Abständen von einander verlaufenden, schmalen Muskelbändern gebildet, die mit ihren Fasern die beiden in der Medianebene gelegenen Längsbänder durchsetzen und dann zu beiden Seiten nach dem Rande und etwas nach hinten zu verlaufen. Da das dorsale Längsmuskelband in zwei Schenkel gespalten ist, welche die Quermuskelbänder beide zu passiren haben, so entsteht hier eine leiterförmige Figur, die dem ganzen Fasergerüst besondere Zierlichkeit verleiht.

Wir kommen nun zur Besprechung der Muskulatur desjenigen Körpertheils, welcher schlechthin als »Flosse« oder auch als »Kielfuß« bezeichnet wird. Das Charakteristische dieser Muskulatur besteht darin, dass sie mit der des übrigen Körpers in gar keinem Zusammenhange steht[1]. Dies Verhalten wird schon daran deutlich, dass sich die Flosse ohne Mühe aus dem Körper herausziehen lässt. Betrachtet man die herausgezogene Flosse genauer, so gewahrt man an ihrer Basis drei Paare kurzer Muskelstümpfe, und zwar zwei Paare am vorderen und ein Paar am hinteren Ende. Sie zeigen die Gestalt von Trapezen, deren breitere Parallelseite nach oben gekehrt ist. Im unverletzten Thiere liegen ihre Schenkel jederseits der inneren Körperwand an, reichen jedoch nur bis etwa zur Hälfte ihrer Höhe hinauf[2]. Einzelne Fasern,

[1] Leuckart giebt an (p. 16), es gingen einige ihrer Fasern in die Faserzüge der Körpermuskulatur über. Ich habe jedoch vergeblich nach solchen Fasern gesucht.

[2] Nach Bronn-Keferstein beginnt die Muskulatur der Flosse an deren Basis mit nur zwei Bündeln.

Leuckart giebt ganz richtig drei Paare solcher Bündel an, zwei vordere und ein hinteres. Die Seitentheile des ersten Paares heften sich nach ihm beiderseits

wahrscheinlich von bindegewebiger Natur, ziehen divergirend von dem breiten Ende dieser Muskelstümpfe an der Innenseite der Körperwand bis dicht an den Rückenstreifen jederseits in die Höhe. Bei ihrem Eintritt in die Flosse, welcher durch die muskelfreie Bauchlinie hindurch erfolgt, lösen sich die Muskelstümpfe in ihre Elemente auf und strahlen unter Vermehrung derselben nach dem Flossenrande aus. Wenn man das daraus hervorgehende zierliche Maschennetz der Flosse untersucht, so lassen sich zwei Lamellen unterscheiden, eine rechte und eine linke, die mit Hilfe einer Nadel auch auf größere Strecken leicht von einander zu trennen sind. Jede Lamelle besteht aus zwei über einander liegenden Muskelschichten mit gekreuztem Faserverlauf. Die Faserelemente der beiden äußeren Schichten gehen von der Flossenbasis aus nach »vorn unten«, also in entgegengesetzter Richtung wie die Fasern der äußeren Diagonalmuskelschichten des Rumpfes. Die Fasern der beiden inneren Muskelschichten der Flosse kreuzen sich mit denen der äußeren, indem sie von der Flossenbasis aus die Richtung nach »hinten unten« innehalten. Sie sind nach Paneth[1] durch eine bindegewebige Gallerte von einander getrennt[2]. Nach dem Flossenrande zu vermindert sich die Zahl der Faserelemente in den Muskelschichten, so dass diese in einzelne Bündel zerfallen, die am äußersten Rande mit denen der anderen Lamellen zusammentreffen.

Die Muskulatur des Saugnapfes zeigt die von Leuckart angegebenen Verhältnisse. Innen besteht sie aus einem geschlossenen Ringmuskel, der nach außen von senkrecht zu ihm verlaufenden Fasern überlagert wird. Diese setzen sich nach oben in vier Muskelstränge fort, welche in divergirenden Richtungen zwischen den beiden Lamellen der Flosse verlaufen und dem Saugnapfe zur Befestigung dienen.

der Innenwand des Körpers an, die des zweiten Paares bleiben frei und bilden eine Schlinge, indem sich ihre Enden an einander legen. Die Seitentheile des hinteren Paares dagegen liegen in ihrer ganzen Ausdehnung an einander und stellen so eine kurze breite, viereckige Lamelle dar.

Da mir die Arbeit von Leuckart erst zugänglich wurde, als ich meine Untersuchungen über Pterotrachea bereits zum Abschlusse gebracht hatte, und mir nicht mehr genügendes Material zu Gebote stand, um die obigen Angaben Leuckart's prüfen zu können, so bescheide ich mich damit, sie erwähnt zu haben. Ein Irrthum von meiner Seite ist hier nicht ausgeschlossen.

[1] »Beiträge zur Histologie der Pteropoden und Heteropoden.« Arch. f. wissenschaftliche Mikroskopie. Bd. XXIV.

[2] An meinen Weingeistexemplaren mochte diese Gallerte durch Wasserentziehung wohl so geschwunden sein, dass sie nicht mehr deutlich wurde. — Bei Carinaria konnte ich sie jedoch sehr gut beobachten.

b. Carinaria.

Der Körper von Carinaria ist bekanntlich nach außen von einer gallertigen Cutis begrenzt, welche bei Weingeistexemplaren ziemlich undurchsichtig ist und desshalb die Lagerungsverhältnisse der Muskulatur nicht ohne Weiteres so deutlich erkennen lässt, wie dies bei Pterotrachea der Fall ist. Jedoch gelang es bei dem Weingeistexemplare von Carinaria mediterranea, welches meiner Beobachtung unterlag, mit leichter Mühe, diese Gallerte von der Muskulatur abzulösen, so dass deren Untersuchung keine größeren Schwierigkeiten entgegenstanden.

Bei Carinaria sind die Lagerungsverhältnisse der Muskulatur im Wesentlichen dieselben wie bei Pterotrachea. Doch ist von vorn herein auf einen wenn auch nicht bedeutsamen, so doch sehr in die Augen fallenden Unterschied aufmerksam zu machen. Während nämlich bei Pterotrachea die Faserelemente in zusammenhängende Muskelschichten angeordnet sind, sind sie bei Carinaria fast überall in einzelne Muskelbänder zusammengefasst, wie wir sie bei Pterotrachea nur im Schwanze auftreten sahen.

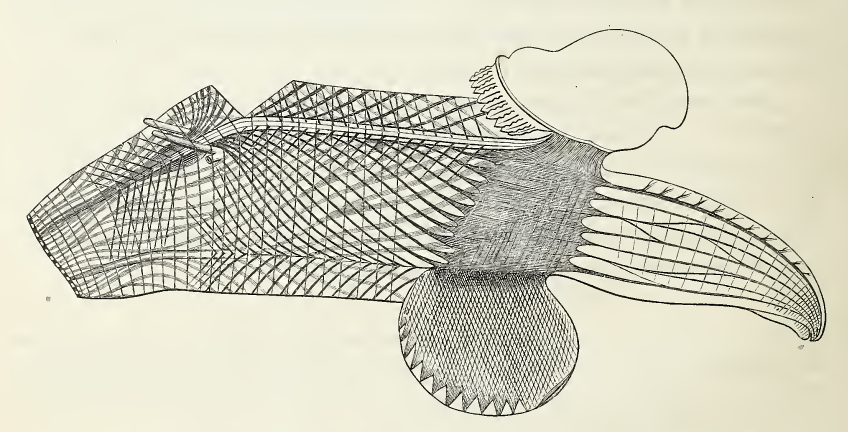


Fig. 2. Carinaria mediterranea (bis zum Schwanze an der rechten Körperseite aufgeschnitten und aus einander gelegt) etwas schematisch.

Im Rüssel verlaufen diese Muskelbänder in entschiedener Längsrichtung und in ziemlich gleichen Abständen neben einander, wobei sie durch seitliche Abzweigungen häufig mit einander anastomosiren. Auf der Rückenseite wie auf der Bauchseite sieht man in der Medianebene einen helleren breiten Streifen verlaufen, der Rücken- und Bauchlinie bei Pterotrachea entsprechend. Wie bei der letzteren durchzieht auch bei Carinaria die Rückenlinie den Körper vom vorderen Rüssel-

ende bis zum Eingeweideknoten. Die Bauchlinie ist jedoch nur im Rüssel und eine kurze Strecke darüber hinaus sichtbar, während sie in dem größten Theile des Rumpfes, wie wir sehen werden, von diagonal verlaufenden Muskelbändern verdeckt wird. Das Auftreten der Rücken- und Bauchlinie ist im Rüssel dadurch bedingt, dass rechts und links von der dorsalen und ventralen Medianen die Längsmuskelbänder etwas weiter aus einander gedrängt sind, als ihr gewöhnlicher Abstand beträgt. Während dadurch in den beiden Medianlinien je ein breiter Spalt entsteht, wird der Abstand zwischen den seitlich anstoßenden Muskelbändern so reducirt, dass mehrere derselben mit einander verschmelzen. Wir finden daher die Rücken- und die Bauchlinie von niedrigen Muskelwülsten begrenzt, welche eben aus jener Verschmelzung hervorgehen. Diese letztere wird noch durch ein anderes Moment begünstigt. Die Muskelbänder des Rüssels halten nämlich nicht strikte die Längsrichtung inne, sondern verlaufen in flachen Bogen, um in ähnlicher Weise, wie wir es bei Pterotrachea sahen, vor den Augen auszuweichen. Der obere Theil dieser Bänder schließt sich daher am hinteren Rüsselende rechts und links von der Rückenlinie zusammen und tritt als dicker Muskelstrang beiderseits zwischen Kopfganglion und Augen in den Rumpf des Thieres ein. Hier erfolgt gleich hinter den Augen wieder die Auflösung der beiden Muskelstränge in einzelne Bänder, die in gleichmäßigen Abständen und in **S**-förmigem Verlauf von »vorn oben« nach »hinten unten« ziehen und so ein Muskelstratum konstituiren, das der oberen Schicht der Diagonalmuskulatur von Pterotrachea entspricht.

Der andere Theil der Längsmuskelbänder des Rüssels weicht vor den Augen nach unten aus, hinter denselben steigen sie wieder in bogenförmigem Verlauf nach der Rückenlinie auf. Indem sie dabei unter das vorher beschriebene Muskelstratum zu liegen kommen, kreuzen sie sich in ihrem Verlaufe von »vorn unten« nach »hinten oben« mit den Bändern desselben und bilden selbst ein Muskelstratum, das der unteren Schicht der Diagonalmuskulatur von Pterotrachea entspricht. Die Bänder des oberen Stratums sind bedeutend schwächer, als die des unteren, so dass man geneigt ist, bei dem Hervortreten der letzteren jene für die unteren zu halten.

Wie schon früher erwähnt wurde, bleibt die Rückenlinie von der Diagonalmuskulatur frei, während die Bauchlinie von ihr verdeckt wird. An den Rändern der Rückenlinie und auf der Bauchlinie stehen in beiden Straten der Diagonalmuskulatur die einzelnen Bänder mit einander in Verbindung, indem die Fasern des einen in die des anderen über-

gehen, ohne dass es jedoch zur Bildung deutlicher »Rücken-« und »Bauchstreifen« käme, wie sie bei Pterotrachea auftreten.

Die Diagonalmuskulatur von Carinaria unterscheidet sich also von der von Pterotrachea in zwei Punkten; einmal dadurch, dass wir es bei ihr nicht mit zusammenhängenden Muskelschichten, sondern mit einzelnen, in Abständen von einander verlaufenden Bändern zu thun haben. Ein zweiter Unterschied liegt darin, dass bei Carinaria weder Rücken- noch Bauchstreifen erhalten bleiben, sondern die gesammte Längsmuskulatur des Rüssels in Diagonalmuskulatur übergeht, wobei die Bauchlinie bis auf eine kurze Strecke im vordersten Theile des Rumpfes verloren geht.

In dem Körperabschnitte, welcher zwischen Eingeweidesack und Flosse liegt, gehen die Bänder beider Straten wieder in die Längsrichtung über und vereinigen sich dabei zu einer einzigen zusammenhängenden Faserschicht, so dass an dieser Stelle die Übereinstimmung mit der Muskulatur von Pterotrachea eine vollkommene ist. — Beim Eintritt in den Schwanztheil zerfällt diese Muskelschicht wieder in eine Anzahl einzelner Bänderpaare, die sich in Längsrichtung bis zum Schwanzende fortsetzen und durch vielfache Anastomosen mit einander in Verbindung stehen. Von diesen Bänderpaaren zeichnen sich zwei durch besondere Stärke aus, nämlich das der Rückenlinie und das der Bauchlinie am meisten genäherte. Von dem ersteren aus verlaufen noch zahlreiche, schräg nach hinten gerichtete Ausläufer in den über ihm gelegenen breiten Gallertsaum.

Wir kehren nun noch einmal zu der Muskulatur des Rumpfes zurück. Wir hatten gesehen, dass sich die letzten Ausläufer der Diagonalmuskulatur in Längsrichtung in den Schwanz fortsetzen. Ein anderer beträchtlicher Theil dieser Muskulatur nimmt aber einen anderen Verlauf. In der Flossengegend schließt sich, wie bekannt, der Leibesraum in eine nach oben gewendete enge Röhre zusammen, die nach dem Eingeweidesacke führt. In die Wände dieser Röhre setzt sich die Rumpfmuskulatur in einer Schicht längsverlaufender Fasern fort, die auch in den Eingeweidesack eintreten, sich aber dort bald verlieren.

Über Längs- und Diagonalmuskulatur findet sich im Körper von Carinaria von dem vorderen Rüsselende an bis in die Gegend der Flosse eine besonders bemerkenswerthe Ringmuskulatur[1]. Ihre Eigenthüm-

[1] Dieselbe scheint bis jetzt völlig übersehen worden zu sein, denn weder bei Leuckart noch bei Gegenbaur, noch auch bei Bronn-Keferstein finde ich sie erwähnt. Leuckart beschränkt sich ja zumeist auf eine Schilderung der Muskulaturverhältnisse bei den Firolaceen und erwähnt Carinaria nur in kurzen Notizen. — Wenn auch Gegenbaur jene Ringmuskulatur nicht sah, so liegt das vielleicht daran, dass sie an frischen und ungefärbten Körpertheilen weniger gut sichtbar sein mag.

lichkeit liegt darin, dass sie aus einzelnen Ringen besteht, die den ganzen Körperumfang umschließen und von denen jeder von einzelligen langgestreckten Fasern gebildet wird, die nur mit ihren lang ausgezogenen Spitzen an einander liegen. Diese Ringe folgen einander in sehr regelmäßigen Abständen, bis sie in der vor der Flosse liegenden Körperregion verschwinden.

Ohne im Allgemeinen auf das Studium der histologischen Verhältnisse näher eingegangen zu sein, glaube ich doch bemerkt zu haben, dass die Faserelemente der Molluskenmuskulatur, abgesehen von Größenunterschieden, überall in gleicher Form und gleicher Beschaffenheit auftreten. In den Muskelzellen der Ringmuskulatur von Carinaria scheint mir der Typus jener Faserelemente in ausgezeichnetster Weise wiedergegeben zu sein, so dass ich eine kurze Beschreibung derselben für angebracht erachte. Es sind lange, bandartige, spindelförmige Zellen, die von ihrer in der Mitte gelegenen breitesten Stelle sich Anfangs schnell, dann aber sehr allmählich verjüngen, bis sie endlich in eine feine Spitze auslaufen. Ihre Begrenzung zeigt eine doppelt kontourirte Linie. Die größte Breite der Zellen beträgt das Acht- bis Zwölffache derjenigen der Längs- und Diagonalmuskelfasern. Sie variiren jedoch selbst unter einander in Breite und Länge bedeutend. An der in der Mitte gelegenen Verdickung ist der länglich-ovale Kern scharf umgrenzt sichtbar. Er zeigte an den mit Boraxkarmin behandelten Präparaten eine schwachrothe Färbung; zuweilen war eine Färbung kaum bemerkbar, während das Kernkörperchen stets intensiv roth erschien. Dasselbe variirt sehr in Größe und Gestalt; zuweilen hat es die Form des Kernes, in anderen Fällen ist es kreisrund, oder es ist auch kommaförmig. Vereinzelt fand ich zwei Kernkörperchen in einem Kerne vor, die aber dann sehr klein waren. — Um den Kern herum zeigt der Zellinhalt, so weit die Verdickung reicht, meist ein granulirtes Aussehen. Nur in einem Falle sah ich das in *II* des nebenstehenden Holzschnittes veranschaulichte Verhalten, das den Kern inmitten eines spindelförmigen Hofes zeigt, der vollkommen farblos und ohne sichtbaren Zellinhalt erschien. — Außer der mittleren Verdickung zeigt die Muskelzelle in

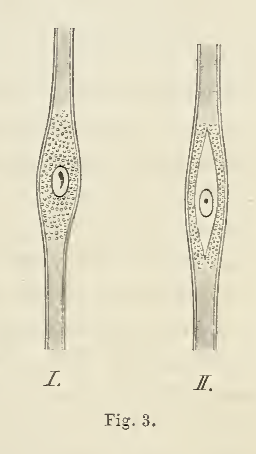


Fig. 3.

An mit Boraxkarmin gefärbten Flächenpräparaten einzelner Körpertheile meines Weingeistexemplares war sie in ausgezeichneter Deutlichkeit zu erkennen.

ihrem ganzen Verlaufe eine feine Längsstreifung, die auf einen Zerfall in einzelne Fibrillen hindeutet.

Nach dieser histologischen Abschweifung kehren wir zu unserem eigentlichen Gegenstande zurück. Während die eben beschriebene Ringmuskulatur vor der Flosse aufhört, tritt im Schwanze eine wesentlich anders gestaltete auf. Dieselbe beginnt vorn mit einzelnen Querfasern, welche auf beiden Seiten des Schwanzes verlaufen und ihrer Gestalt nach ganz denen der Längs- und Diagonalmuskulatur gleichen. Nach hinten zu treten bald an Stelle der einzelnen Fasern Querbänder auf. Anfangs nur aus wenigen Muskelfasern zusammengesetzt und daher schwach, werden sie nach der Schwanzspitze zu allmählich stärker, bleiben aber hinter den Längsmuskelbändern weit an Stärke zurück. Sie bilden keine geschlossenen Ringe, sondern laufen nach der dorsalen und ventralen Mittellinie spitz aus, ohne dieselben zu erreichen. Am Hinterende des Schwanzes, wo sie am stärksten sind, nehmen sie an der Bildung des Muskelgerüstes der Horizontalflosse theil. Dass eine solche auch bei Carinaria vorhanden ist, wenn auch nicht in der Ausbildung wie bei Pterotrachea, scheint bis jetzt ganz übersehen worden zu sein, denn weder sprechen die Autoren von ihr, noch auch ist sie in ihren Zeichnungen wiedergegeben. An seinem hinteren Ende wird der seitlich zusammengedrückt erscheinende Schwanz allmählich cylindrisch und biegt zuletzt in Form eines Geierschnabels nach unten. Auf der Rückenseite des cylindrischen Theiles ist die charakteristische Gestalt des Schwanzes noch in einem kammartigen Saume erhalten. Vor der Krümmung des Schwanzendes tritt die Horizontalflosse als eine von der Ventralseite ausgehende, nach rechts und links sich erstreckende, häutige Verbreiterung auf, die sich nach vorn zu schnell verjüngt und dann, den Schwanz in geringer Breite begleitend, denselben auf eine Strecke wie geflügelt erscheinen lässt, um bald ganz in seine Masse aufgenommen zu werden. Die Flosse zeigt nicht wie bei Pterotrachea an ihrem hinteren, breiten Ende einen tiefen Ausschnitt nach Art eines Kartenherzens, sondern ist an dieser Stelle nur flach ausgebuchtet. Wohl aber besitzt sie ein ähnliches, wenn auch nicht so komplicirtes Gerüst von Muskelfasern, wie wir es bei Pterotrachea vorfanden. Die Achse der Flosse, welche von dem cylindrischen Schwanzende eingenommen wird, weist mehrere die Längsmuskulatur des vorderen Theiles des Schwanzes fortsetzende Muskelbänder auf, die bis in die äußerste Schwanzspitze verlaufen. Über ihnen liegt ein aus einzelnen quer verlaufenden Faserbändern bestehendes Muskelsystem, das lediglich die Fortsetzung der bereits beschriebenen Ringmuskulatur des Schwanzes ist. Die Quermuskelbänder setzen jederseits in dem

schon erwähnten kammförmigen Saume des Schwanzendes an, laufen an den Seiten desselben herab und treten unten in die flossenförmige Ausbreitung ein, die sie in nach hinten diagonal verlaufender Richtung durchziehen, ohne jedoch den Rand zu erreichen. Bei Pterotrachea fanden sich ähnliche Muskelbänder auch auf der Bauchseite, wo sie bei Carinaria hingegen fehlen.

Bisher galt uns die Rückenlinie als vollkommen muskelfrei, wie sie es bei Pterotrachea in der That ist. Anders jedoch bei Carinaria, wo sie eine ihr eigenthümliche Muskulatur[1] aufweist. Dieselbe besteht in einigen, die Rückenlinie in ihrer ganzen Länge durchziehenden Muskelbändern, die im Rüssel sehr zart sind, in ihrem Verlaufe nach hinten aber an Stärke zunehmen, sich jedoch immer durch ihre Feinheit und ihren geraden Verlauf von der übrigen Körpermuskulatur charakteristisch unterscheiden. Von ihnen aus zweigen sich feine Äste ab, die in der Richtung nach »vorn unten« verlaufen. Während dieselben im Rüssel bis dicht an den Bauchstreifen herangehen, verlieren sie sich im Rumpfe bereits an den Seiten des Thieres. Sie lassen sich nach hinten bis an den Eingeweidesack verfolgen, fehlen jedoch auf eine kurze Strecke in der Augengegend. Was ihr Verhalten zu den übrigen Muskelschichten betrifft, so liegen sie direkt unter der äußeren Ringmuskulatur und über den längs- resp. diagonal verlaufenden Muskelbändern.

Auch die Bauchlinie ist, so weit sie überhaupt sichtbar wird, von Muskelfasern nicht frei, sondern hat ebenfalls einige in ihr verlaufende schwache Längsbänder aufzuweisen. Von ihnen aus gehen im Rumpfe in der Richtung nach »vorn oben« einige Seitenzweige nach den Augen ab, welche dem oberen Stratum der Diagonalmuskulatur angehören und eigentlich nur die von »vorn oben« nach »hinten unten« verlaufenden Muskelbänder desselben nach vorn fortsetzen.

Die Muskulatur der Flosse geht wesentlich aus zwei breiten Muskelbändern hervor, die in einzelnen Fasern bereits in der hinteren Wand des Eingeweidesackes ansetzen. Von dort ziehen sie in nach vorn etwas schräg zugehender Richtung nach der Flosse hinab, wobei ihre Fasern häufig Lücken zwischen sich entstehen lassen. Bei ihrem Eintritt in die Flosse lösen sich diese Muskelbänder, welche von den Autoren als »Rückziehmuskel« angesprochen werden, in eine Anzahl schmälerer Bänder auf, welche nach dem Flossenrande in verschiedener Richtung ausstrahlen und fast allein das Muskelgerüst der Flosse ausmachen. Da sie direkt aus den Rückziehmuskeln hervorgehen, so stehen

[1] Diese Muskulatur ist bisher nicht beschrieben worden.

sie mit der Muskulatur des Rumpfes in gar keiner Beziehung, sondern sind von ihr vollkommen unabhängig[1]. Zwischen den einzelnen Bändern verlaufen nach LEUCKART schmale, muskelleere Streifen, die jedoch bei meinem Weingeistexemplar nicht sichtbar waren und wohl durch Kontraktion der Muskelbänder beim Tödten des Thieres verschwunden sein mochten.

Untersuchen wir nun die Muskulatur der Flosse genauer, so finden wir zu oberst, ganz gleichgültig von welcher Seite aus die Untersuchung vorgenommen wird, ein Muskelstratum, dessen einzelne Bänder die Flosse in der Richtung von »hinten oben« nach »vorn unten« durchziehen. Nimmt man nun, was sich mit Hilfe einer Nadel leicht bewerkstelligen lässt, diese Muskelbänder weg, so tritt ein zweites Stratum zu Tage, dessen einzelne Bänder die Richtung von »vorn oben« nach »hinten unten« innehalten, also sich mit jenen kreuzen. Entfernt man auch dieses Stratum, so findet man in einer gallertigen Masse eingebettet ein Muskelsystem[2], dessen zarte Faserstränge parallel zu einander und in geringen Abständen in der Richtung der Längsachse des Körpers verlaufen, vorn und hinten den Flossenrand erreichen und sich hier meist gablig spalten. Nach unten zu erstreckt sich dieses Stratum nicht ganz bis an den Rand der Flosse, sondern hört eine Strecke vor demselben auf. An dem vorderen und hinteren Rande bemerkt man noch einige wenige, ganz ähnlich gestaltete Faserstränge, welche zu jenen gerade senkrecht verlaufen. Die Gallerte bildet mit den in sie eingebetteten Fasersträngen die Mittellamelle der Flosse. Theilt man die Flosse durch einen in der Medianebene des Körpers geführten Schnitt, so trifft derselbe das Muskelstratum, dessen Faserstränge der Längsachse parallel laufen. Man erhält alsdann zwei Hälften, von denen die eine das Spiegelbild der anderen giebt. Durch diese Anmerkung erübrigt sich eine weitere Beschreibung der Flossenmuskulatur. Es sei nur noch erwähnt, dass gegen den Rand die Bänder jedes Stratums aus einander weichen, sich verästeln und so ein zierliches Fasernetz bilden[3].

[1] Auch hier gilt das in Anmerkung 1 auf p. 8 Gesagte.

[2] Ich finde es bei keinem der oft citirten Autoren, auch bei PANETH nicht, erwähnt.

[3] Die Flossenmuskulatur wird von LEUCKART ganz richtig beschrieben, abgesehen davon, dass er des mittelsten Muskelstratums keine Erwähnung thut. GEGENBAUR unterlässt dies ebenfalls, macht aber auch einige nicht zutreffende Angaben über den Bau der Flossenmuskulatur. Nach ihm durchziehen die Fasern des Rückziehmuskels die Flosse in vertikaler Richtung. Außer diesen Muskelfasern besitzt die Flosse ein ihr eigenthümliches Fasersystem, »welches außerhalb des vorigen gelagert ist und jederseits aus zwei sich schräg durchkreuzenden Schichten besteht« (p. 133). — Dies letztere Fasersystem sahen wir jedoch aus den Rückziehmuskeln hervorgehen, während jenes senkrecht verlaufende gar nicht vorhanden ist.

Aus der gegebenen Beschreibung der Flossenmuskulatur von Carinaria geht hervor, dass dieselbe wesentlich mit der von Pterotrachea übereinstimmt. Während aber bei Pterotrachea die einzelnen Muskelstraten zusammenhängende Schichten darstellen, werden sie bei Carinaria aus einzelnen Faserbändern gebildet. Ferner fehlt Pterotrachea die in der Mitte der Flosse parallel zur Längsachse des Körpers verlaufende Muskulatur. Endlich ist bei Pterotrachea der sogenannte Rückziehmuskel nur rudimentär vorhanden, denn die drei Paare von Muskelstümpfen, aus denen die Flossenmuskulatur von Pterotrachea hervorgeht, müssen wir als Theile des Rückziehmuskels betrachten, sofern wir die beiden Muskelbänder, welche die Muskulatur der Flosse von Carinaria entstehen lassen, als Rückziehmuskel[1] ansprechen.

Anmerkung. Bei der Loslösung der Gallerte von der darunter liegenden Muskulatur gingen vermuthlich die Tentakel meines Exemplares von Carinaria mediterranea verloren. Ich kann daher nicht angeben, woher ihre Muskulatur stammt und wie sie beschaffen ist. Nach der Stellung der Tentakel jedoch ist anzunehmen, dass sie von dem zwischen den Augen einerseits und dem Kopfganglion andererseits hindurchtretenden beiden Muskelsträngen versorgt werden.

II.

Fassen wir die gewonnenen Resultate kurz zusammen, so dürfen wir sagen, sofern es gestattet ist, dieselben auf die ganze Ordnung der Heteropoden auszudehnen: die Muskulatur der Heteropoden besteht im Rumpfe aus zwei über einander liegenden Muskelstraten. Die Fasern des oberen gehen von »vorn oben« nach »hinten unten«, die Fasern des unteren gehen von »vorn unten« nach »hinten oben«. In den Schwanztheil, den Eingeweidesack und den Rüssel setzt sich diese Muskulatur in Längsrichtung fort. Über ihr liegt eine Ringmuskulatur, die entweder den größten Theil des Körpers bedeckt (Carinaria) oder auf den Rüssel beschränkt ist (Pterotrachea). Die Flosse besitzt ihre eigene Muskulatur, die zum Spindelmuskel in enger Beziehung steht, von der des Körpers dagegen vollkommen unabhängig ist.

Die Thatsache, dass die Muskulatur der Flosse mit der des Rumpfes in gar keiner Verbindung steht, während die Muskulatur der anderen Körperfortsätze, wie Rüssel, Eingeweidesack und Schwanz in die des Rumpfes kontinuirlich übergeht, ist eine auffallende Erscheinung, die, wie ich glaube, bisher nicht gebührend gewürdigt worden ist. Wenn in einer anderen Molluskengruppe irgend ein Körperanhang der

[1] Bronn lässt ebenfalls jenes mittlere Muskelstratum, dessen Faserstränge parallel zur Längsachse verlaufen, unerwähnt.

Flosse der Heteropoden homolog sein soll, so wird man verlangen müssen, dass seine Muskulatur dieselbe Selbständigkeit zeigt, wie die der Heteropodenflosse, und dass sie ferner in enger Beziehung steht zu dem Rückziehmuskel. Findet sich dann in diesem Anhange noch dieselbe typische Anordnung der Muskelfasern, wie in der Flosse der Heteropoden, so wird man von seiner Homologie mit der letzteren überzeugt sein können.

Von dieser Erwägung geleitet, machte ich es mir nun zur Aufgabe, nach dem Homologon der Heteropodenflosse in den Fußbildungen der anderen Molluskengruppen zu suchen.

Um jedoch für meine weiteren Untersuchungen einen Wegweiser zu gewinnen, unterrichtete ich mich zunächst darüber, welche Homologien in den Fußbildungen der Mollusken bisher aufgestellt worden sind. Von den hier in Betracht kommenden Schriften erwähne ich nachstehend die wichtigsten:

1) Leuckart, »Über die Morphologie der wirbellosen Thiere.« Braunschweig 1848.
2) Huxley, »On the morphology of the cephalous Mollusca.« Philos. Transactions of the Royal Soc. of London. 1853.
3) Gegenbaur, »Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden.« Leipzig 1855.
4) Krohn, »Zur Entwicklungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden.« Leipzig 1860.
5) Fol, a) »Sur le développement des Ptéropodes.« Arch. de zool. expér. IV. 1875.
b) »Sur le développement des Hétéropodes.« ibid. V. 1876.
6) Grenacher, »Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden, zugleich ein Beitrag zur Morphologie der höheren Mollusken.« Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXIV. 1874.

In der an erster Stelle citirten Arbeit fasst Leuckart die Flosse der Heteropoden als den seitlich komprimirten Gastropodenfuß auf, von dem sich am hinteren Rande ein kleiner Theil durch eine Querfurche abgeschieden und zu dem Saugnapf umgebildet hat. Bei den Pteropoden ist nach ihm der Fuß vorzugsweise nach den Seiten entwickelt, während er in der Medianlinie in der Entwicklung sehr zurückbleibt.

Huxley nimmt in seiner Arbeit diese Anschauungsweise Leuckart's auf. Er bezeichnet bei den Heteropoden die eigentliche Flosse als Propodium, den Saugnapf als Mesopodium; auch in dem Schwanze erkennt er einen Theil des Fußes, den er als Metapodium anspricht. Die seitliche Entwicklung des Fußes bei den Pteropoden, also die Flossen derselben, bezeichnet er als Epipodium, während er in dem hufeisenförmigen Theile des Fußes von Clio und Pneumodermon das Mesopodium, in dem zipfelförmigen das Metapodium sieht, das Vorhandensein eines Propodiums dagegen unentschieden lässt.

Die drei Abschnitte des Fußes, welche in der ventralen Mediane

liegen, bilden mit dem Epipodium zusammen, für das Huxley ebenfalls eine ursprüngliche Dreitheilung anzunehmen geneigt ist, seinen Urtypus (Archetype), dessen einzelne Theile in den verschiedenen Gruppen des Molluskenreichs in verschiedener Weise zur Ausbildung gelangen.

Was den Urtypus Huxley's betrifft, so verweise ich auf die Kritik, die Grenacher in der oben citirten Schrift an ihm übt, als derjenigen, die ich für vollkommen zutreffend halte.

Wenn wir bedenken, dass weder Leuckart noch Huxley zu der Zeit, als sie ihre Arbeiten niederschrieben, die Entwicklungsgeschichte der Heteropoden und Pteropoden kannte, und sie sich daher gemäß dem Standpunkte, auf welchem sich damals die Wissenschaft befand, nur auf äußere Formverhältnisse und auf einige wenige anatomische Beziehungen stützen konnten, so werden wir begreifen, dass ihren Hypothesen nicht die genügende Sicherheit innewohnen konnte [1], worauf die beiden Forscher gelegentlich selbst aufmerksam machen.

Wir gehen jetzt zu denjenigen Arbeiten über, welche die Differenzirungen des Molluskenfußes entwicklungsgeschichtlich festzustellen sich bemüht haben. Ich will es vorläufig unterlassen, die hierher gehörenden und bereits genannten Arbeiten zu besprechen, wozu ich später bessere Gelegenheit habe. Vielmehr halte ich mich im Folgenden an die Arbeit Fol's, welche über die Entwicklung der Pteropoden handelt. Hier nämlich giebt Fol (p. 61) eine Übersicht aller bis dahin erschienenen Arbeiten, die sich auf die Entwicklung des Fußes der Mollusken, mit Ausnahme der Cephalopoden, beziehen. Da es sich für uns vorläufig nicht um eine Kritik der einzelnen Arbeiten, als vielmehr darum handelt, einen Überblick über die bisher gewonnenen Resultate zu gewinnen, so nehme ich keinen Anstand, mich auf die sorgfältige Zusammenstellung Fol's zu beziehen. Zur Orientirung über die von den einzelnen Forschern gefundenen Resultate verweise ich auf Fol's Arbeit selbst, während ich mich darauf beschränke, das Facit aus ihnen wiederzugeben. Wir erfahren über die Bildung des Fußes Folgendes:

In allen Molluskengruppen (von den Cephalopoden abgesehen) erscheint die erste Fußanlage sehr früh, nämlich bald, nachdem der Embryo das Kopfsegel entwickelt hat. Diese erste Fußanlage besteht überall in einer Verdickung des Ektoderms der Bauchseite. Fol bezeichnet sie als Scheibe (disque) (p. 193). Aus der Scheibe geht im weiteren Verlauf der Entwicklung eine Protuberanz hervor, die die Gestalt einer kleinen Zunge annimmt. Bis hierher ist die Entwicklung des Fußes überall die

[1] Siehe hierzu den Nachtrag.

gleiche, nun aber bildet er sich in den verschiedenen Molluskengruppen verschieden aus.

Die einfachste Form zeigt er bei den Lamellibranchiaten (p. 66). Hier ist der Fuß in der That nur eine Differenzirung der Bauchseite des Thieres, so weit sie zwischen Mund und After liegt. Bei den Cephalophoren i. e. S. ist die Entwicklung des Fußes eine komplicirtere. Am wenigsten abweichend von der des Lamellibranchiatenfußes ist sie noch bei den Pulmonaten. Hier verlängert sich die zungenförmige Protuberanz zunächst nach hinten, um dann durch lebhaftes Wachsthum derjenigen Gewebstheile, die dem Munde zunächst liegen, auch nach vorn sich auszudehnen. Es erscheint dann der fertige Fuß als eine breite, platte Sohle, die der Bauchseite des Körpers parallel läuft (p. 66 und 192). — Eben so verhält es sich bei vielen Meeresgastropoden. — Häufig ist der Fuß der Gastropoden vorn am Munde zweilappig. Diese Bildung entsteht dadurch, dass das Wachsthum der zungenförmigen Fußanlage nach vorn an den Seiten mehr gefördert wird, als in der Mitte.

Bei den Scaphopoden (p. 192) theilt sich die zungenförmige Fußanlage zeitig in drei Lappen, einen mittleren und zwei seitliche. Diese Theilung betrifft nur den Gipfel der Fußanlage. Bei der weiteren Ausbildung des Fußes wird dieser dreigetheilte Gipfel durch Wachsthum des darunter befindlichen Stückes der Fußanlage vom Körper entfernt, so dass die drei Lappen zuletzt auf einem langen cylindrischen Stiele sitzen.

Bei den Pteropoden plattet sich die zungenförmige Fußanlage von unten nach oben ab, so dass sie in horizontale Lage kommt. Am Grunde dieser Zunge entsteht jederseits ein kleiner Höcker, der sich durch weiteres Wachsthum zu einem flossenartigen Gebilde umgestaltet. Der mittlere Theil wird dort, wo ein Deckel vorkommt (Cymbulieen), zum Deckelträger. Es sei hier nachgetragen, dass ganz allgemein da, wo in der Entwicklung der Mollusken ein Deckel auftritt, die erste unpaare, zungenförmige Protuberanz es ist, welche den Deckel trägt.

Die Entwicklung des Heteropodenfußes ist am genauesten von Krohn beschrieben worden[1]. Da sie für das Folgende am meisten von Bedeutung sein wird, so werde ich die Schilderung der in der Entwicklung des Heteropodenfußes zu beobachtenden Thatsachen nach den Untersuchungen von Krohn wiedergeben, die übrigens durch diejenigen Fol's bestätigt worden sind[2].

[1] »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pteropoden u. Heteropoden.« Leipzig 1860.

[2] »Sur le développement des Hétéropodes.« Arch. de zool. expérim. V. p. 137.

Bei den Firolaceen wächst sehr früh dicht vor dem Deckelträger (der zungenförmigen Fußanlage) ein sehr langer, durchweg cylindrischer, sich beständig hin und her krümmender Fortsatz hervor, der die Anlage der künftigen Flosse bildet. Er lässt bereits dieselben Muskelstraten erkennen, die wir bei der ausgewachsenen Flosse von Pterotrachea kennen gelernt haben. — Die auf der Rückenseite mit dem Deckel versehene zungenförmige Fußanlage ist ein flacher, abgerundeter, in der Mitte seines Randes durch einen kleinen Einschnitt in zwei vorspringende Zipfel getheilter Fortsatz. In der letzten Zeit des Larvenlebens erfolgt die Umbildung der Flossenanlage, indem der Faden sich in der Richtung der Längsachse der Larve verbreitert, bis zuletzt die definitive Gestalt der Flosse erreicht wird. — Schon vorher geht auch am Deckelträger eine Veränderung vor sich. Derselbe wirft den Deckel ab, und gleichzeitig wächst dicht hinter der Flosse der spätere Schwanz des Thieres hervor, der den Deckelträger verdrängt und ihn vom Körper abhebt, so dass er auf die Rückenseite des Schwanzes zu liegen kommt. Später jedoch schrumpft er ein und verschwindet spurlos [1].

Das über die Fußbildung der Firolaceen Gesagte gilt in allem Wesentlichen auch für Carinaria.

Bei den Atlantaceen lassen sich nach Krohn einige Abweichungen konstatiren. Bei gewissen Arten ist die erste Flossenanlage bereits weiter ausgebildet als bei den vorher genannten beiden Familien und den übrigen Arten von Atlanta. Sie tritt gleich Anfangs als niedriger, abgerundeter, an den Seiten abgeflachter Fortsatz auf, der viel früher die definitive Gestalt der Flosse erreicht. Bei allen Atlantaceen ist der Deckelträger, der mit dem Kielfuß aus einer beiden gemeinschaftlichen Basis abgeht, entweder abgerundet, oder in einen Zipfel ausgezogen, nicht aber eingeschnitten. — Was die Bildung des Schwanzes betrifft, so wächst dieser Leibesabschnitt dicht vor dem Deckelträger, der genau genommen nichts weiter als das hintere, schon im Embryo angelegte Ende desselben darstellt, aus der gemeinschaftlichen Basis des Kielfußes und des Deckelträgers hervor. Der letztere geht nicht ein, sondern bildet auch im ausgewachsenen Thiere das Ende des Schwanzes.

Nachdem wir so die Entwicklungsgeschichte des Molluskenfußes

[1] Sollte nicht vielleicht in der flossenförmigen Verbreiterung des Schwanzendes von Pterotrachea (der Horizontalflosse) der Deckelträger erhalten bleiben? Die Beschreibung, welche Krohn von dem Deckelträger der Firolaceen giebt, passt in auffallender Weise auch auf ihn. Bei Carinaria würde alsdann nach dem auf p. 14 Gesagten der Deckelträger ebenfalls erhalten bleiben.

in der Hauptsache kennen gelernt haben, wenden wir uns nun der Kenntnisnahme derjenigen Homologien zu, die von den Autoren auf Grund der angeführten Thatsachen aufgestellt worden sind.

Was Gegenbaur anbetrifft, so steht er bezüglich der Heteropoden ganz auf dem Standpunkte Leuckart's und Huxley's. Er nennt hier die Flosse eine höhere, selbständige Entwicklung eines Theiles von jenem Organ, welches bei den Gastropoden als Fuß angesprochen wird. Die Ergänzung zu dem ganzen Fuß wird wie bei Huxley von dem Schwanze als Metapodium gebildet. Nur nimmt Gegenbaur nicht die Theilung der Flosse in Pro- und Mesopodium vor, sondern sieht in ihr ein einheitliches Gebilde, das er als Propodium anspricht, womit er also ein Mesopodium bei den Heteropoden leugnet[1]. — In dem sogenannten Mittellappen der Pteropoden erkennt Gegenbaur ein dem Fuße der Gastropoden analoges Organ (p. 314). Dagegen fasst er die Flossen der Pteropoden als Gebilde auf, die unabhängig von dem Fuße entstehen.

Krohn beschränkt sich bei seinen Homologisirungen durchaus auf den Deckelträger, und zwar in seiner einfachen, zungenförmigen Gestalt, wie er als ursprüngliche Fußanlage auftritt, nicht in seiner späteren Differenzirung. So ist (p. 39) der Deckelträger der Heteropoden, welcher nach Krohn bei den Firolaceen und Carinarieen später rückgebildet wird, bei Atlanta allein erhalten bleibt, das Homologon des Fußrudiments der Gastropodenlarven, als welches er sich durch den Deckel, den er im Larvenzustande oder für immer auf der Rückenseite trägt, ausweist. Unter Fußrudiment versteht Krohn unzweifelhaft die erste zungenförmige Fußanlage, bevor dieselbe zum definitiven Fuße auswächst. — Wie dem Fußrudiment der Gastropoden ist der Deckelträger der Heteropoden auch der Mittellappenanlage der schaligen Pteropoden homolog, weil auch diese im Larvenzustande bei den Cymbulieen mit einem Deckel versehen ist. — Als homolog bezeichnet Krohn (p. 41) ferner den fadenförmigen Anhang des Deckelträgers, wie er bei Firolaceen und Cymbulieen auftritt.

Fol steht allen Homologisirungsversuchen als vollkommener Skeptiker gegenüber. Man darf nach ihm wohl sagen, dass der Discus, dessen Auftreten bei Cephalophoren und Lamellibranchiaten den Beginn der Fußbildung bezeichnet, in diesen beiden Gruppen ein homo-

[1] In seinem »Grundriss der vergleichenden Anatomie« (Auflage vom Jahre 1878, p. 343) bezeichnet Gegenbaur die Flosse der Heteropoden allein als Fuß, und stellt ihn dem Fuße der Gastropoden gleich, den Schwanz aber betrachtet er als zum eigentlichen Körper gehörig, welch letzterer sich sowohl vor als rückwärts vom Fuße fortsetzt.

loges Gebilde sei, ohne dass jedoch die in ihrer Form so verschiedenen Fußbildungen, welche daraus hervorgehen, genau genommen homolog seien, wenn sie auch aus entsprechenden Stellen des Discus ihren Ursprung nehmen, wie z. B. die Flossen der Pteropoden und einige Arme der Cephalopoden, oder die seitlichen Theile des Fußes der anderen Cephalophoren (p. 193). Immerhin ist für Fol das Hervorgehen aus entsprechenden Theilen der Fußanlage Vorbedingung für die Homologisirung der betreffenden Organe. Es lässt sich daher nicht vergleichen die Flosse der Heteropoden mit den Flossen der Pteropoden, welche an ganz anderen Stellen der primären Fußscheibe entstehen, als jene (Arbeit a, p. 67).

Eben so lässt die Bildungsweise der Heteropodenflosse, welche sich als ein Auswachsen einer eng begrenzten Stelle des vorderen Theiles der zungenförmigen Fußanlage dokumentirt, den Vergleich als hinfällig erscheinen, den Huxley zwischen dieser Flosse und den vorderen und mittleren Theilen des Fußes der Gastropoden (Propodium und Mesopodium) aufgestellt hat.

Die Homologisirung, die man vorgenommen hat zwischen der zungenförmigen Fußanlage der Pteropoden, welche zuweilen einen Deckel trägt, und dem hinteren deckeltragendem Theile des Fußes der Pulmonaten und vieler Seegastropoden ist unrichtig, denn aus der zungenförmigen Fußanlage der Pteropoden gehen einerseits die Flossen, andererseits der ganze spätere Mittellappen hervor; sie entspricht daher dem ganzen Fuße jener Pulmonaten und Seegastropoden.

Die Fußbildung von Dentalium ist nicht zu vergleichen mit der der Pteropoden, denn bei Dentalium betrifft die Spaltung der Fußanlage nur den Gipfel derselben. Außerdem schiebt sich später der cylindrische Stiel ein, der die drei Lappen vom Körper entfernt. Bei denjenigen Gastropoden, bei denen der Fuß bei seiner Ausdehnung nach vorn in zwei Lappen auswächst, sind diese nicht den Flossen der Pteropoden homolog, denn die Flossen der Pteropoden sind seitlichen Ursprungs, jene aber Differenzirungen des vorderen Theiles der Fußanlage. Endlich noch ein positives Resultat: was den Fuß der Lamellibranchiaten betrifft, so kann derselbe nach Fol leicht von der zungenförmigen Fußanlage der Cephalophoren abgeleitet werden.

Es erübrigt noch die Wiedergabe der durch Grenacher vertretenen Ansichten über die Morphologie des Molluskenfußes. Da dieselben sich aber im Wesentlichen mit denjenigen decken, zu welchen ich durch meine Studien geführt worden bin, so ziehe ich es vor, sie später mit diesen zugleich abzuhandeln. Auch Grenacher stützt sich auf die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen. Wenn er dabei zu Resultaten

kommt, die nach meiner Ansicht in allem Wesentlichen das Richtige treffen, so fehlt seiner Auffassungsweise doch eine festere Basis, denn mit voller Sicherheit lassen sich, wie ich glaube, aus den vorhandenen entwicklungsgeschichtlichen Kenntnissen keine weitergehenden Schlüsse auf Homologien in den Theilen des Molluskenfußes ziehen, als etwa Krohn sie gezogen hat. Ich hoffe aber in dem Folgenden einen Beweis für die Richtigkeit der Ansichten Grenacher's erbringen zu können.

III.

Die Pteropoden zeichnen sich gleich den Heteropoden durch weitgehende, aber doch in ganz anderer Weise auftretende Differenzirung des Fußes aus. Dieselbe führt bei ihnen zu der Bildung zweier seitlich gestellter Flossen, dem Epipodium Huxley's, während sich an dem in der Medianebene liegenden Theile des Fußes, dem sogenannten Mittellappen, bei einigen ein hufeisenförmig gestalteter Abschnitt von einem dahinter liegenden, zipfelförmigen unterscheiden lässt. Unser Interesse richtet sich vor Allem auf die Muskulaturverhältnisse dieser Fußbildungen. Die Muskulatur der Pteropoden ist nicht oft der Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Ihre Lagerungsverhältnisse sind, so weit mir bekannt geworden ist, nur in zwei Arbeiten genauer beschrieben worden, nämlich in den folgenden:

1) »Anatomische Untersuchungen über die Clione borealis« von Eschricht. Kopenhagen 1838.
2) »Untersuchungen über die Pteropoden u. Heteropoden« von Gegenbaur. Leipzig 1855.

Auf diese Arbeiten komme ich bei Besprechung meiner eigenen Untersuchungen zurück. Dieselben konnten nicht in demselben Umfange angestellt werden, wie sie Gegenbaur vorgenommen hat, welchem das reiche Material des Mittelländischen Meeres zu Gebote stand; vielmehr beschränkten sich meine Untersuchungen auf einzelne Vertreter der Hauptfamilien der Pteropoden, doch dürften sie zur Feststellung derjenigen Thatsachen, auf welche es ankommt, genügen. Von den nackten Pteropoden untersuchte ich Clio borealis, von den beschalten Cymbulia Peronii, als Vertreterin der Cymbulieen, und Hyalea tridentata, als Vertreterin der Hyaleen.

Eine ausführliche Schilderung der Muskulatur von Clio borealis hat, wie bereits erwähnt, Eschricht gegeben. Dieselbe lässt an Genauigkeit nichts zu wünschen übrig, so dass meine Untersuchungen wesentlich nur zu einer Bestätigung der Angaben Eschricht's führten.

Ich begnüge mich daher mit einer kurzen Wiedergabe der von jenem Forscher gefundenen Thatsachen, denen ich nur wenig Neues hinzuzufügen haben werde.

Die Muskulatur von Clio borealis ist wesentlich eine längsverlaufende. Im Hinterleibe besteht sie aus einzelnen Muskelbändern, die auf der Rücken- wie auf der Bauchseite der Mittellinie zunächst am stärksten sind und hier am dichtesten liegen, während ihre Abstände von einander nach den Seitenrändern zu größer, und die Bänder selbst schwächer werden. Überall stehen sie durch Anastomosen mit einander in Verbindung, so dass dadurch eine Art Netz entsteht, in welchem jedoch die in Längsrichtung verlaufenden Faserzüge vorherrschen. In demjenigen Theile des Körpers, welchen man als Hals bezeichnet, schließen die letzteren in Folge der Verengung der Leibeshöhle dicht zusammen und bilden einen Schlauch, der nur seitlich je einen für den Durchtritt der Flossenmuskulatur bestimmten Spalt von Muskelfasern frei lässt. Die Längsmuskulatur setzt sich nun auch in den Kopf und die drei Mundkegelpaare fort, während der ganze Mittellappen von Muskulatur frei bleibt.

In dem Halstheile treten außer den Längsfasern auch Querfasern auf, die außen wie innen eine immerhin schwach entwickelte und unvollständige Ringmuskulatur darstellen. Was die Muskulatur der Flossen betrifft, so steht sie mit der des Körpers in gar keinem Zusammenhange, sondern ist durch vollkommene Selbständigkeit charakterisirt. Mit Hilfe einer Nadel ließ sich die Flosse leicht in zwei Lamellen zerlegen, eine obere und eine untere, von denen die eine bezüglich ihrer Muskulatur das Spiegelbild der anderen giebt. In jeder Lamelle nämlich kann man zwei Schichten sich kreuzender Muskelbänder unterscheiden. Die der äußeren Schichten strahlen von der Flossenbasis mit geringer Divergenz in diagonaler Richtung nach dem vorderen und seitlichen Flossenrande aus; die Muskelbänder der inneren beiden Schichten dagegen verlaufen von der Basis der Flosse in diagonaler Richtung nach dem hinteren und seitlichen Rande. Zwischen ihnen treten einzelne zarte Faserstränge auf, welche dem seitlichen Rande parallel laufend die Flosse quer durchziehen. Diese sind von Eschricht wohl übersehen worden, da er sie in seiner Arbeit nicht erwähnt[1]. An der Flossenbasis sammeln sich die Muskelbänder, welche das Flossengerüst

[1] Gegenbaur giebt in seinen »Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden« keine Beschreibung der Muskulatur von Clio, sondern verweist nur auf die Arbeit Eschricht's als in allen Punkten zutreffend. Dagegen beschreibt er die Muskulatur anderer Pteropoden und erwähnt dabei das Auftreten solcher dem Seitenrande der Flosse parallel laufender Muskelfasern.

konstituiren, und gehen dabei aus der Diagonalrichtung in eine Richtung quer zur Längsachse des Körpers über. Ihre dicht gedrängt neben einander liegenden Fasern treten als ein einziges starkes Muskelband jederseits durch den von der Längsmuskulatur frei gelassenen Spalt in den Hals ein. Indem sie denselben quer durchsetzen, kommt es am hinteren Theile der Muskelbänder zu einer Vereinigung ihrer Fasern, so dass hier die Muskulatur der einen Flosse in die der anderen übergeht, während weiter vorn die Querbänder nicht bis an die Mittellinie heranreichen [1].

Denken wir uns eine Flosse von Clio aus der horizontalen Lage in die vertikale gebracht, so stellt sich in ihr die Anordnung der Muskelbänder gerade so dar, wie in der Flosse von Carinaria. Jederseits finden wir außen eine Schicht von Muskelbändern, welche die Richtung von »hinten oben« nach »vorn unten« innehalten, während die der beiden mittleren Schichten von »vorn oben« nach »hinten unten« verlaufen. — Auf diese Übereinstimmung weist auch Paneth in seiner früher citirten Schrift hin (p. 236). Er betont hier besonders, dass bei Pteropoden wie bei Heteropoden die Flosse aus zwei identischen Lamellen besteht. Dies sei für die Heteropoden bereits von Leuckart und Gegenbaur festgestellt worden, bei den Pteropoden dagegen scheine man darauf noch nicht aufmerksam geworden zu sein. Dem gegenüber muss ich bemerken, dass vor Leuckart und Gegenbaur bereits Eschricht dies Verhalten nicht nur bei den Heteropoden, sondern auch bei den Pteropoden ganz richtig erkannt und auch auf die Übereinstimmung hingewiesen hat, die in der Flosse von Clio und Carinaria herrscht. Es geht dies aus folgenden beiden Stellen hervor; auf p. 5 sagt Eschricht: »Das Flossengerüst (von Clio borealis) besteht aus zwei Schichten, durchaus gleich in ihrer Bildung, an den Rändern in einander übergehend, sonst nur mittels Zellgewebe vereint. Jede dieser Schichten besteht wieder aus der Haut und zwei Lagen Muskelfasern entgegengesetzter Richtung.« Dann sagt er weiter auf p. 6: »Zu meiner großen Freude habe ich neulich bei einem anderen Weichthiere ein sehr ähnlich gebautes Bewegungsorgan beobachtet. Dies ist die Flosse der Carinaria. Hier ist die doppelte Schicht paralleler Fasern und die Kreuzung beider Schichten

[1] Eschricht giebt (p. 5) an, dass im Mittelstück, worunter er das im Halstheil gelegene Stück der Flossenmuskulatur versteht, die Muskelfasern der einen Flosse vollständig in die Muskulatur der anderen Flosse übergehen, so dass ein einheitliches Gebilde daraus hervorgeht, welches er als Flossengerüst bezeichnet, und welches er seiner Form nach mit einem Doppelruder vergleicht, wie es die Grönländer im Gebrauch haben. — Ich kann dieser Auffassung nur mit der sich aus meiner Schilderung von selbst ergebenden Einschränkung beitreten.

in schiefen Winkeln und das Netzwerk von Fleischfasern in Maschen von schiefen Vierecken auffallend ähnlich wie bei der Clione. Noch dazu höre ich jetzt von meinem Freunde, Herrn Dr. H. Bendz, der die Carinaria in Neapel eine Zeit lang lebendig hat beobachten können, dass auch ihre Flosse im Leben ganz durchsichtig sei, und dieses Netzwerk von Muskelfasern erst im Weingeiste erkenntlich werde. Also ganz wie bei Clione.«

Allerdings weist keine spätere Arbeit mehr auf diese Gleichartigkeit hin, und Paneth scheint nach Eschricht zuerst wieder darauf aufmerksam geworden zu sein.

Wenn ich einen gleichartigen Bau der Flossenmuskulatur ganz allgemein für Heteropoden und Pteropoden in Anspruch nehme, wie dies auch Paneth thut, so trete ich damit in Gegensatz zu denjenigen Angaben, die Gegenbaur über den Bau der Flossen in einzelnen Pteropodenfamilien macht. Doch bin ich mit Paneth zu der Überzeugung gekommen, dass Gegenbaur den Sachverhalt viel komplicirter darstellt, als derselbe in Wirklichkeit ist.

So beschreibt er (p. 42) für die Flosse der Cymbulieen zu innerst eine von der Flossenbasis nach dem Rande ausstrahlende Radiärmuskulatur und eine Cirkulärmuskulatur, die dem äußeren Flossenrande parallel läuft, deren Lage zu der ersteren in der Dickenrichtung der Flosse er aber nicht näher bestimmt. Er fährt dann fort: »Während die eben beschriebenen Systeme von Muskelfasern mehr die Mitte des Flossenparenchyms einnehmen, existirt noch ein anderes, welches mehr der Oberfläche genähert ist und aus einfachen, vom Randgeflecht entspringenden Fasern gebildet wird, welche in schräger Richtung die Breite der Flosse durchsetzen. Diese Fasern verlaufen in weiten Abständen von einander nach zweifacher Richtung und bilden, sich in spitzen Winkeln durchschneidend, rautenförmige Zwischenräume.«

Diese Schilderung, die, wie mir scheint, große Ähnlichkeit mit derjenigen hat, welche Gegenbaur von der Flosse von Carinaria giebt, ist eben so unzutreffend, wie die letztere. Ich hatte Gelegenheit, die Flossen von Cymbulia Peronii zu untersuchen und fand hier ganz dieselben Verhältnisse, wie bei Clio. Es ließ sich wieder jede der Flossen leicht in zwei Lamellen trennen, von denen jede die beiden Straten der in derselben Weise wie bei Clio sich kreuzenden Muskelfasern zeigen. An der Flossenbasis sammelten sich dieselben zu je einem starken Muskelbande mit querverlaufender Faseranordnung, welches jederseits in der bei Clio beschriebenen Weise in den Hals eintrat.

Für die Flossen der Hyalaceen beschreibt Gegenbaur eine mittlere Schicht paralleler Fasern, die aus dem bei den Hyalaceen in voll-

kommener Ausbildung vorhandenen Spindelmuskel hervorgehen. »Nach außen folgt beiderseits ein anderes Muskelstratum, dessen fast parallel laufende Bänder mit jenem des mittleren Stratums spitze Winkel bilden. Die beiden äußeren Muskelschichten der Flosse gehören eigentlich nur der Haut an, da sie in dieser Ursprung und Endigung finden.« — Diese Beschreibung weicht wieder von der für die Flossen der Cymbulieen gegebenen ab. Bei der Untersuchung von Hyalea tridentata konnte ich mich jedoch überzeugen, dass auch hier die Flossenmuskulatur den wiederholt geschilderten typischen Charakter trägt. Es ist bei Hyalea ein vollkommen ausgebildeter Spindelmuskel vorhanden. Derselbe setzt am hinteren Schalenende an und verläuft in der Medianebene nach vorn. Wenn man die Schale entfernt, so sieht das hintere Ende des Muskels auf der Dorsalseite frei aus dem Körper heraus. Der größere Theil jedoch liegt innerhalb der Leibeshöhle. In der Gegend des Halses theilt sich der Spindelmuskel in zwei Äste, welche sich seitlich in die Muskulatur der Flossen auflösen. Jede Flosse lässt sich wieder unschwer in zwei Lamellen zerlegen, von denen jede die beiden sich kreuzenden Muskelschichten aufweist. Die äußeren sind hier viel schwächer als die inneren beiden Schichten, gehen aber wie diese direkt aus dem Spindelmuskel hervor und finden nicht Ursprung und Endigung in der Haut, wie Gegenbaur es will.

Zwischen den beiden Lamellen jeder Flosse treten bei Hyalea wie bei Clio einzelne Muskelbänder auf, welche dem äußeren Rande der Flosse parallel laufen.

Die letzteren sind weder von Eschricht noch von Paneth in den Vergleich, den sie zwischen den Pteropodenflossen und der Flosse der Heteropoden anstellen, hineingezogen worden, und zwar desshalb nicht, weil, wenn nicht diese Muskelbänder selbst, so doch ihr Homologon bei den Heteropoden bisher übersehen worden ist. Wir hatten bei Carinaria in der Gallerte, welche das mittlere Gerüst der Flosse ausmacht, eine vorher noch nicht beschriebene Muskulatur gefunden, deren einzelne Faserstränge parallel zur Längsachse des Thieres verlaufen.

Bei Clio und Hyalea sehen wir zwischen den beiden Lamellen, welche eine Flosse zusammensetzen, Muskelstränge mit ganz ähnlichem Faserverlauf. Nur unwesentlich unterscheiden sie sich von denen bei Carinaria dadurch, dass sie gebogen erscheinen, und dass sie viel spärlicher auftreten. — Für Clio sind sie bisher nicht beschrieben worden. Bei den Cymbulieen, bei Cymbulia sowohl, wie bei Tiedemannia sind sie von Gegenbaur als Cirkulärfasern beschrieben worden. Ich selbst habe sie bei Cymbulia Peronii nicht gesehen, doch dürften sie mir wohl nur entgangen sein. — Für die Hyalaceen und für Pneumoder-

mon, wo sich nach Gegenbaur dieselben Verhältnisse im Flossenbau finden sollen, giebt Gegenbaur die Cirkulärmuskulatur nicht an. Jedoch konnte ich sie bei Hyalea tridentata deutlich wahrnehmen. — Ob sie überall vorhanden ist, kann uns in der That gleichgültig sein, da wir auch bei den Heteropoden sie in dem einen Falle (Carinaria) auftreten, in dem anderen (Pterotrachea) aber fehlen sehen. Immerhin ist ihr Auftreten in beiden Molluskengruppen in so fern interessant, als sich dadurch die weitgehende Übereinstimmung in der Flossenbildung der Pteropoden und Heteropoden dokumentirt.

Damit hoffe ich, die von Paneth zuerst in dieser Allgemeinheit aufgestellte und von mir wiederholte Behauptung, dass die Muskulatur der Pteropodenflosse dieselbe Anordnung der Faserelemente zeigt, wie die Flosse der Heteropoden, genügend begründet zu haben.

Die Übereinstimmung in der Flossenbildung dieser beiden Molluskengruppen geht aber noch weiter. Wir sahen bei Hyalea die Muskulatur der Flosse direkt aus dem Spindelmuskel hervorgehen, indem die Faserelemente desselben in verschiedener Richtung ausstrahlen. Bei Clio und Cymbulia ist ein eigentlicher Rückziehmuskel nicht vorhanden. Wie wir aber bei Pterotrachea die von der Flosse in den Leib hineinragenden Muskelstümpfe als die Rudimente des Spindelmuskels ansahen, so müssen wir bei Cymbulia und Clio in dem zwischen den beiden Flossen gelegenen Theile der Flossenmuskulatur die Reste eines Spindelmuskels erblicken. — Ich glaube daher ganz allgemein sagen zu dürfen: Die Flossenmuskulatur der Pteropoden ist die Ausstrahlung des Spindelmuskels und stimmt darin vollkommen mit der der Heteropoden überein.

Unter den letzteren findet sich ein vollkommen ausgebildeter Spindelmuskel bei Atlanta. Leider stand mir, wie ich bereits früher bemerkte, kein Exemplar dieser Gattung zur Verfügung, was ich um so mehr bedauere, als die einzige Schilderung der Muskulaturverhältnisse von Atlanta, die bis jetzt gegeben wurde, und welche wir Gegenbaur verdanken, mir nicht zutreffend erscheint. Gegenbaur beschreibt das Verhältnis der Flossenmuskulatur zum Spindelmuskel folgendermaßen (p. 106):

»Die größte Summe von Muskeln ist in der Flosse und formirt dort ziemlich oberflächlich und im Zusammenhange mit der Muskulatur der Haut ein dichtes Gewebe aus spitzwinkelig sich durchkreuzenden Faserzügen, zu welchen noch in der Nähe des am Hinterrande der Flosse befindlichen Saugnapfes cirkuläre Fasern hinzutreten. Genau in der Mitte der Flosse ist noch eine fächerartig sich ausbreitende Muskelmasse zu erkennen, welche gerade aus dem Körper

kommt und einen Theil eines im Inneren der Schale entspringenden Muskels ausmacht, der mit dem M. columellaris der Gastropoden identisch ist. Ein anderer, etwas schwächerer Theil dieses Muskels geht zu dem Hintertheil des Körpers, und ein dritter, der kleinste, verliert sich in die Hautmuskulatur des Kopfes und des Rüssels.«

Man sieht ein, dass ich vollkommen geschlagen bin, sobald die von Gegenbaur gegebene Schilderung zutrifft. Es ist aber zu bedenken, dass Gegenbaur bei seinen vorzüglichen »Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden« sein Augenmerk viel mehr auf die innere Organisation und die Entwicklung, als auf die Muskulaturverhältnisse gerichtet hat, und dass daher auch hier ein Irrthum jenes Forschers nicht ausgeschlossen sein dürfte. Ich glaube, dass bei genauerer Untersuchung die Flosse von Atlanta dieselbe Beschaffenheit der Muskulatur aufweisen wird, wie die von Carinaria und Pterotrachea. Das »dichte Gewebe sich spitzwinkelig durchkreuzender Faserzüge« wird sich auflösen in vier Muskelstraten, von denen je zwei einer Lamelle angehören. Die Fasern oder Faserbänder, welche jederseits zu äußerst liegen, werden die Richtung von »hinten oben« nach »vorn unten« inne halten, die inneren dagegen werden von »vorn oben« nach »hinten unten« verlaufen. Es wird sich auch herausstellen, dass die Muskulatur der Flosse nicht in Zusammenhang steht mit der Körpermuskulatur, sondern irgend wie ihren Ursprung aus dem Spindelmuskel nimmt.

Aus der Schilderung, wie aus der Zeichnung, welche Gegenbaur giebt, ersieht man, dass der Spindelmuskel in der Flosse von Atlanta neben der zuerst besprochenen Muskulatur in Form einer sich fächerartig ausbreitenden Muskelmasse vorhanden ist. Ist dies thatsächlich, so giebt es dafür nur eine Erklärung: Es muss bei Atlanta sich ein Theil des Spindelmuskels in das oft beschriebene Maschennetz auflösen, während ein anderer Theil jene fächerförmige Masse darstellt. Da wir bei Atlanta den Spindelmuskel in mehrere Stränge zerfallen sehen, die nach verschiedenen Körpertheilen abgehen, so dürfte diese Erklärung nicht zu fern liegen. — Man könnte auch auf die Vermuthung kommen, dass bei Atlanta die Muskulatur der Flosse, ohne in die des Rumpfes überzugehen, doch auch von dem Spindelmuskel unabhängig sei und im Körper vielleicht zwei Muskelbänder bilde, wie bei Carinaria. Dann dürften wir aber diese Bänder bei Carinaria, die Muskelstümpfe der Flosse von Pterotrachea, die Mittelstücke der Flossenmuskulatur bei Clio und Cymbulia nicht als Spindelmuskel ansprechen. Gegen diese Auffassung spricht jedoch das Verhalten bei Hyalea, wo die Flossenmuskulatur ein einfaches Ausstrahlen des Spindelmuskels ist.

Wenn sich meine Folgerungen bestätigen, so tritt ein eigenthümlicher Parallelismus der Flossenbildung bei Pteropoden und Heteropoden zu Tage. Die typische Form der Flossenbildung findet sich unter den Pteropoden bei den Hyalaceen, wo die Flossenmuskulatur als eine Austrahlung des langen Rückzieh- oder Spindelmuskels erscheint. Es entspricht dann dieser Fall dem von Atlanta unter den Heteropoden. Wie bei den letzteren mit der allmählichen Rückbildung der Schale sich auch eine solche des Spindelmuskels geltend macht, so finden wir auch bei den gymnosomen Pteropoden nur noch Rudimente dieses Muskels. Die Clioideen sind daher bezüglich der Flossenbildung die Parallelform der Carinariaceen und Firolaceen. Hierher würden auch noch die Cymbulieen gehören, bei welchen die ursprüngliche Schale ebenfalls verloren geht, und daher der Rückziehmuskel rückgebildet erscheint.

Durch das Hervorgehen der Flossenmuskulatur der Pteropoden aus dem Spindelmuskel, dessen Fasern nirgends in die der Körpermuskulatur übergehen, ist auch die Selbständigkeit der Flossenmuskulatur bewiesen.

Damit sind alle Bedingungen erfüllt, welche wir früher für die Homologie irgend eines Anhangsorganes des Molluskenkörpers mit der Flosse der Heteropoden aufstellten, und wir können sagen: »Die typische Anordnung der Muskelfasern in der Flosse der Pteropoden, ihre enge Beziehung zum Spindelmuskel, dessen Ausstrahlung sie sind, und die Selbständigkeit der gesammten Flossenmuskulatur gegenüber der Muskulatur des Körpers beweisen die Homologie der Pteropodenflossen mit der Flosse der Heteropoden, welche mit diesem Verhalten in allen Beziehungen übereinstimmt.«

IV.

Mit der Behauptung, dass die Flosse der Heteropoden den Pteropodenflossen homolog ist, trete ich besonders in Gegensatz zu den Anschauungen Fol's. Wir sahen, dass für Fol die Vorbedingung für die Homologisirung zweier Fußbildungen das Hervorgehen aus entsprechenden Theilen des die erste Fußanlage bildenden Discus ist, dass daher nicht homolog sein können die Flosse der Heteropoden und die Flosse der Pteropoden, von denen die erstere ihren Ursprung dicht vor der zungenförmigen Fußanlage nimmt, welche aus dem Discus zunächst entsteht, die letztere dagegen seitlich von dieser hervorsprosst. Die Auffassung Fol's mag so weit gerechtfertigt sein, dass man aus den ent-

wicklungsgeschichtlichen Thatsachen, von denen der genannte Forscher ausgeht, nicht auf die Homologie der in Rede stehenden Organe schließen kann. Dass die Entwicklungsgeschichte aber diese Homologie ausschlösse, scheint mir durch nichts erwiesen. Das Hervorgehen zweier Organe aus einer bestimmten Stelle des embryonalen Körpers halte ich nicht für durchaus nothwendig für ihre Homologie; vielmehr nehme ich an, dass, da erwiesenermaßen ein Organ in einer Thierklasse paarig, in einer anderen unpaar auftreten kann, auch die erste Anlage desselben durch einen Sprung in der Entwicklung in der einen Klasse eine paarige, in der anderen eine unpaare sein kann.

Aber auch in einem zweiten Punkte stimme ich mit der Auffassung Fol's, zu der sich auch die Mehrzahl der anderen Autoren bekennt, nicht überein. Man hat gewöhnlich die Flossenbildung aufgefasst als eine Differenzirung der aus dem primären Discus hervorgehenden zungenförmigen Fußanlage. Ich bin dagegen zu der Überzeugung gelangt, dass die Flossenbildung ein Process ist, welcher dem der Umbildung des Discus zur zungenförmigen Fußanlage nicht subordinirt, sondern koordinirt ist, dass die Flossenbildung ein ganz eigener Process ist, charakterisirt durch die Eigenartigkeit des aus ihm hervorgehenden Gebildes.

Grenacher ist, von entwicklungsgeschichtlichen Studien ausgehend zu Anschauungen gekommen, die mit den meinigen wesentlich übereinstimmen. Er bezeichnet die zungenförmige Fußanlage, welche aus dem Discus hervorgeht, als Protopodium. Dasselbe tritt in der Entwicklung aller Mollusken mit Ausnahme der der Cephalopoden auf und ist überall als homolog zu setzen. Vor dem Protopodium sprosst bei den Heteropoden die Flosse, das Deutopodium, hervor, aber nicht als eine Differenzirung des ersteren, sondern als ein durchaus neues Gebilde. »Es ist ein Organ sui generis, charakteristisch für die Heteropoden.« — Der Fuß der Gastropoden i. e. S. ist nichts weiter, als eine Umbildung des Protopodiums unter Ausschluss jeglicher Neubildung. Bei denjenigen Gastropoden, wo ein Fuß nicht sichtbar ist, ist derselbe rückgebildet.

Für die paarigen Fußbildungen behält Grenacher die Huxley'sche Bezeichnung Epipodium bei, ohne damit eine Beziehung zu dem Protopodium ausdrücken zu wollen. Vielmehr sind auch die Epipodialbildungen Neubildungen und keine Differenzirungen des Protopodiums. Grenacher rechnet hierher die Flossen und den hufeisenförmigen Theil des Mittellappens der Pteropoden, während der zipfelförmige Anhang das Protopodium darstellt.

Diese Auffassungsweise Grenacher's halte ich für vollkommen korrekt. Nur darin muss ich ihm entgegentreten, dass er die Flosse

der Heteropoden, sein Deutopodium, für die Heteropoden allein in Anspruch nimmt, ich glaube vielmehr das Deutopodium auch bei den Pteropoden, freilich in paariger Anlage, nachgewiesen zu haben. Es würde daher die Bezeichnung Epipodium am besten fallen zu lassen sein, denn ihre Aufrechthaltung involvirt die Ansicht, dass ein paariges Organ niemals in einer anderen Gruppe unpaar auftreten könne. Bezeichnen wir mit Grenacher die Flosse der Heteropoden als Deutopodium, so müssen wir die Flossen der Pteropoden eben so ansprechen.

Indem ich mit dieser einzigen Einschränkung für die Auffassung Grenacher's eintrete, will ich zunächst die Anschauungen Fol's zu widerlegen versuchen. Fol's Aufstellungen gipfeln darin, dass er behauptet, alle Fußbildungen, wie Flosse und Schwanz der Heteropoden, Flossen und Mittellappen der Pteropoden seien Differenzirungen der ersten zungenförmigen Fußanlage, des Protopodiums Grenacher's.

Was nun zuerst die Entstehung der Flossen der Pteropoden aus dem Protopodium betrifft, so ist dieselbe durch die embryologischen Beobachtungen der Forscher durchaus nicht sichergestellt.

Nach Fol's Beschreibung (Entw. d. Pterop. p. 139) theilt sich allerdings bei den Hyalaceen die Fußanlage durch zwei Einschnitte in drei Lappen. Der mittlere wird zum eigentlichen Fuß (Mittellappen), die seitlichen bilden sich zu den Flossen aus. — Von den Flossen der Cymbulieen sagt Fol (p. 140), dass sie sich nach Krohn's Beobachtungen ebenfalls aus dem Protopodium entwickelten. — Bei Krohn aber finde ich darüber keine Angabe, vielmehr waren die Cymbulieenlarven, welche dem Forscher zur Beobachtung vorlagen, bereits so weit entwickelt, dass Flossen und Mittellappen deutlich von einander getrennt zu unterscheiden waren. — Auch die von Krohn an den Clioideen angestellten Beobachtungen nimmt Fol für seine Auffassungsweise in Anspruch; ich glaube jedoch mit wenig Berechtigung. Die einzige Angabe, die Krohn über das erste Auftreten der Flossen bei den Clioideen macht, findet sich in der Beschreibung, die er von der ersten Art seiner Pneumodermonlarve giebt (p. 8): »dicht hinter dem Vorderlappen des Fußes, zu Seiten des Zipfels«, sagt Krohn, »wurden die ersten Rudimente der Flossenflügel in der Gestalt sehr kleiner, abgerundeter, aus Vertiefungen des Leibes vorragender Läppchen beobachtet«. Aus dieser Darstellung lässt sich jedenfalls nicht entnehmen, dass die Flossen aus dem Protopodium durch Differenzirung derselben hervorgegangen seien.

Es bleibt also für die Auffassung Fol's nur die Beobachtung, die er selbst an den Hyalaceenlarven machte. — Von einer früheren Beobachtung Vogt's glaube ich absehen zu dürfen, da die Zugehörigkeit

der von ihm untersuchten Larven zu den Pteropoden gar nicht erwiesen ist.

Dahingegen sind noch die Untersuchungen GEGENBAUR's zu erwähnen, die denselben dahin führten, mit Entschiedenheit für die unabhängige Entwicklung der Flossen der Pteropoden einzutreten (siehe p. 39 und 197). Zur Unterstützung seiner Ansicht führt GEGENBAUR außer seinen embryologischen Beobachtungen auch eine anatomische Thatsache ins Feld: »Zweitens,« heißt es auf p. 197, »spricht gegen die vom Fuße abhängig gemachte Flossenbildung die Organisation der Flossen und des sogenannten Mittellappens (Fuß), welche nachweist, dass die Hauptmuskulatur der Flosse mit dem Mittellappen in gar keinem Zusammenhange steht, sondern direkt an der Basis der Flossen in den Kopftheil des Körpers übergeht, was nicht der Fall sein könnte, wenn die Flossen nur als eine Verbreiterung des Fußes, oder gleichsam nur als Auswüchse desselben sich ergäben.« In der That ein gewichtiges Argument, das größere Beachtung verdient hätte, als ihm zu Theil geworden ist, denn während GEGENBAUR selbst es später ganz unberücksichtigt lässt, indem er die Flossen in seiner »Vergleichenden Anatomie« (p. 486) wieder als laterale Hervorsprossungen des Fußes anspricht, ist es GRENACHER allein, welcher jenem Verhalten wieder Beachtung schenkt. Ich komme auf dasselbe noch bei Besprechung der Heteropodenflosse zurück, für welch letztere, wie wir schon sahen, ganz dasselbe gilt, wie für die Flossen der Pteropoden.

Was die Entwicklung der Heteropodenflosse angeht, so stimmen die Angaben der Autoren darin überein, dass jener bewegliche fadenförmige Fortsatz, aus welchem durch Umbildung die Flosse hervorgeht, vor dem Protopodium dicht an der Basis desselben hervorsprosst. Während nun FOL diese Hervorsprossung als eine Differenzirung des vordersten Theiles des Protopodiums ansieht, lässt die Schilderung, welche KROHN von der Entwicklung der Heteropodenflosse giebt, nicht einmal durchblicken, dass dieser Autor derselben Ansicht wäre. KROHN sagt in gleicher Weise von Atlantaceen, Carinariaceen und Firolaceen nur, dass der Kielfuß dicht vor dem Deckelträger (dem Protopodium GRENACHER's) hervorwachse. Da FOL in seiner Arbeit über die Entwicklung der Heteropoden gegen Schluss (p. 137) derselben selbst sagt, dass die Beobachtungen KROHN's über die Entwicklung des Schwimmfußes der Heteropoden vollkommen richtig sind, so haben wir um so weniger Grund, gegen dieselben Bedenken zu tragen.

Das Hervorgehen der Flossenbildungen von Pteropoden und Heteropoden aus dem Fuße ist also entwicklungsgeschichtlich durchaus nicht festgestellt. In dem Folgenden soll es meine Aufgabe sein, diejenigen

Momente hervorzuheben, welche direkt gegen ein solches Hervorgehen der Flossen aus dem Fuße, oder besser dem Protopodium GRENACHER's, sprechen.

Wir lernen das Protopodium überall als eine bloße Hervorstülpung der Leibeswand kennen, in welche sich die Leibeshöhle ohne Weiteres fortsetzt. Bei den Heteropoden wird dieses Protopodium von dem sich einschiebenden Schwanztheile vom Körper entfernt und nach hinten getragen. Dieser Schwanztheil ist eine dem Protopodium ganz ähnliche Bildung, in so fern auch er wie eine Ausstülpung der Körperwandung erscheint, in welche sich die Leibeshöhle fortsetzt. In der That dürfen wir die Einschiebung des Schwanztheiles lediglich als eine Wiederaufnahme des Wachsthums der Gewebe an der Basis des Protopodiums auffassen, so dass Schwanz und Deckelträger als Theile eines Organes zu betrachten sind, das dem ausgebildeten Protopodium entspricht. Diese Auffassung stimmt mit der KROHN's überein. Ich schilderte nach ihm auf p. 21 die Entwicklung des Schwanzes bei den Atlantaceen folgendermaßen: Was die Bildung des Schwanzes betrifft, so wächst dieser Leibesabschnitt dicht vor dem Deckelträger, der genau genommen nichts weiter als das hintere schon im Embryo angelegte Ende desselben darstellt, aus der gemeinschaftlichen Basis des Kielfußes und des Deckelträgers hervor.

Da das entwickelte Protopodium, worunter also Deckelträger und Schwanz zu verstehen ist, nur eine Ausstülpung der Körperwandung darstellt, so bietet es nichts Überraschendes, wenn wir sehen, wie die Muskulatur des Körpers kontinuirlich in die des Schwanzes übergeht. (Für den Deckelträger muss ich es dahingestellt sein lassen, da nach KROHN derselbe bei den Firolaceen und Carinariceen rückgebildet wird [1], Atlanta aber von mir nicht untersucht wurde.) Ich finde vielmehr dies Verhalten um so natürlicher, als nach FOL die ersten Muskelfasern im Embryo erst auftreten, nachdem das Protopodium bereits angelegt ist.

Ein von dem Baue des Schwanzes ganz abweichendes Verhalten zeigt die Flosse der Heteropoden. Während jener nur als eine Ausstülpung der Körperwand erscheint, in welche sich die Leibeshöhle fortsetzt, ist die Flosse ein vollkommen massives Gebilde, das keinen mit der Leibeshöhle kommunicirenden Hohlraum in sich birgt. PANETH macht bereits auf dieses Verhalten, welches die Flosse der Heteropoden so sehr von dem Schwanze unterscheidet, in seiner früher erwähnten Arbeit aufmerksam (p. 237 und 238). Von den Flossen der Pteropoden gilt dasselbe, so weit man von dem Gefäßnetze absieht, welches dieselben durch-

[1] Vergleiche jedoch Anm. 1 p. 21. Trifft das hier Gesagte zu, so setzt sich die Körpermuskulatur auch in den Deckelträger fort.

zieht. Diese Gefäße sind aber keine Fortsetzung der Leibeshöhle, wie es der Hohlraum im Protopodium und Schwanze der Heteropoden ist. Sie dürften als eine von den Pteropoden erworbene Eigenthümlichkeit anzusehen sein.

Außer durch ihre massive Beschaffenheit zeichnen sich die Flossen der Heteropoden und Pteropoden, wie schon mehrmals hervorgehoben wurde, durch die vollkommene Selbständigkeit ihrer Muskulatur aus und unterscheiden sich dadurch wieder ganz wesentlich von dem Schwanze und dem Mittellappen, deren Muskulatur, wenn eine solche vorhanden ist, die einfache Fortsetzung der Körpermuskulatur ist. Die Selbständigkeit der Flossenmuskulatur gegenüber der Muskulatur des übrigen Körpers tritt noch schärfer hervor durch die eigenartige Anordnung der Faserelemente in den Flossen. Ganz besonders wird dies bei den Heteropoden deutlich. Wir erinnern uns im Körper der Heteropoden bis zur Flossengegend zwei mit gekreuztem Faserverlauf über einander liegende Muskelschichten unterschieden zu haben. Diese Erscheinung tritt auch in der Flosse in jeder der beiden Lamellen auf; doch haben die Muskelschichten der Flosse nichts mit denen des Körpers gemein, wie man daraus ersieht, dass die Fasern derjenigen Muskellagen, welche einander entsprechen müssten, in der Flosse in entgegengesetzter Richtung verlaufen, wie im Körper. Wir hatten als oberste Muskelschicht im Körper diejenigen kennen gelernt, deren Fasern von »vorn oben« nach »hinten unten« verliefen, als untere diejenige, deren Fasern die Richtung von »vorn unten« nach »hinten oben« inne hielten. In der Flosse ist das Verhalten gerade umgekehrt: die Fasern der oberen Schicht verlaufen jederseits von »hinten oben« nach »vorn unten«, die der unteren von »vorn oben« nach »hinten unten«.

Diese Argumente erscheinen mir beweiskräftig genug, um die Richtigkeit der Auffassung, dass die Flosse nicht eine Differenzirung des Protopodiums, sondern eine Bildung sui generis ist, darzulegen. Während wir in dem Schwanze eine Ausstülpung des Körpers, hervorgegangen durch lokales Wachsthum der Körperwände erblicken, müssen wir die Flossenbildung, wie sie uns bei Pteropoden und Heteropoden entgegentritt, als eine Hervorsprossung des Spindelmuskels, oder eines Theiles desselben, auffassen, wobei die Körperwandung derartig durchbrochen wird, dass sich auf das neu entstehende Gebilde nur die Epidermis und die gallertige Cuticula fortsetzen. Es ist wohl möglich, dass bei dem Hervorwachsen des Spindelmuskels aus dem Leibesraum diejenigen Gewebe, welche an der Stelle liegen, wo das Protopodium in den Körper über-

geht, mit in die Neubildung hineingezogen werden, so dass es vielleicht den Anschein gewinnt, als gingen die Flossen aus dem Protopodium hervor, wie FOL dies will. Aber sollte sich auch die Flossenbildung wirklich in dieser Weise vollziehen, was, wohl gemerkt, nach KROHN's Beobachtungen nicht der Fall ist, so müssten wir nach ihrem anatomischen Verhalten immerhin die Flossen als eine dem Protopodium vollkommen heterogene und desshalb selbständige Bildung auffassen.

Wenn wir in den Flossen der Pteropoden das Homologon der Heteropodenflosse sehen, so fragt es sich nun, welcher Theil des Pteropodenkörpers dem Schwanze der Heteropoden, resp. dem ausgebildeten Protopodium entspricht. Auch in dieser Frage stimme ich der Auffassung GRENACHER's bei, welcher in dem zipfelförmigen Theile des Mittellappens das Protopodium erblickt, den hufeisenförmigen Theil dagegen als eine von dem Protopodium unabhängige Neubildung ansieht. Freilich kann ich dafür keinen aus der vergleichenden Betrachtung des Muskelsystems hergeleiteten Beweis erbringen, da der Mittellappen von Clio überhaupt keine Muskulatur enthält. Doch dürfte dieser letztere Umstand auch nicht gegen meine Auffassung sprechen. In so fern nämlich der zunächst in Betracht kommende zipfelförmige Theil dem Protopodium und damit auch dem ganzen Schwanze der Heteropoden entsprechen soll, musste er von dem Körper aus mit Muskelfasern versorgt werden. Der Mangel jeglicher Muskulatur in dem zipfelförmigen Theile lässt sich wohl aber daraus erklären, dass letzterer ein in der Entwicklung weit zurückgebliebenes Gebilde ist. Wenn es mir also an einem Beweise dafür fehlt, dass der zipfelförmige Anhang dem Protopodium entspricht, so glaube ich doch, dass sich diese Auffassung durch die von den Autoren gesammelten entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse sehr wahrscheinlich machen lässt. Da GRENACHER darauf nicht näher eingegangen ist, so will ich es an dieser Stelle thun.

Die Entstehung des Mittellappens wird von GEGENBAUR bei Pneumodermon (p. 93) folgendermaßen beschrieben: »Der Fuß erscheint in der Mitte zwischen beiden Flossen etwas unter dem vorderen Wimperkranze in Gestalt einer rundlichen Protuberanz, die sich sehr bald nach beiden Seiten hin ausdehnt und in die bekannte Hufeisenform übergeht; hinter diesem Theile und durch einen schmalen Zwischenraum von ihm getrennt erscheint ein konischer Zapfen, der anfänglich gerade hervorsprosst und im rechten Winkel zur Längsachse des Köpers sich richtet, später aber in einem spitzen Winkel sich nach hinten neigt und mit seiner Basis mit dem hufeisenförmigen Theile zu verschmelzen beginnt.« Aus dieser Schilderung geht hervor, dass sich die beiden Theile des Mittellappens unabhängig von einander entwickeln. Die Untersuchun-

gen, welche KROHN an Pneumodermonlarven anstellte, bestätigen diese Beobachtung GEGENBAUR's. Während Letzterer aber den hufeisenförmigen Theil zuerst erscheinen lässt, tritt er nach KROHN erst nach dem Erscheinen des Fußzipfels auf. »Von den beiden Theilen des Fußes,« sagt KROHN (p. 15), »entsteht der zungenförmige Anhang oder Zipfel zuerst. Erst später, und zwar noch vor dem Erscheinen der Wimperkränze, tritt auch der hohlkehlförmige Vorderlappen auf.« Weitere Angaben über die Entstehung des Mittellappens finde ich nicht. FOL selbst hat, wie er sagt (Entwickl. d. Pterop. p. 140) keine Gelegenheit gehabt, bei den Clioideen die Veränderung der Fußanlage kennen zu lernen, sondern hat nur diese selbst gesehen.

Gleichviel, ob die Angaben GEGENBAUR's die richtigen sind oder die KROHN's, so viel steht fest, dass die Entwicklung des hufeisenförmigen Theiles unabhängig von dem Fußzipfel vor sich geht. Diese Thatsache aber spricht gegen die Auffassung FOL's, denn FOL sieht in dem Protopodium GRENACHER's den ganzen Fuß, dessen einzelne Theile in dem Protopodium quasi latent vorhanden sind und bei der Weiterentwicklung desselben frei werden. Der ganze Fuß besteht aber nach FOL bei den Pteropoden aus Zipfel, Hufeisen und Flossen. Also müsste sich der eine Theil des Mittellappens aus dem anderen differenziren, während sie in Wirklichkeit unabhängig von einander entstehen.

Nach den Beobachtungen der beiden genannten Forscher bleibt es aber immer noch zweifelhaft, welcher der beiden Theile des Mittellappens dem Protopodium entspricht. Nach GEGENBAUR könnte man den hufeisenförmigen Theil, als die zuerst auftretende Differenzirung der Bauchseite, für das Protopodium halten. Dieser Zweifel wird jedoch dadurch gehoben, dass der zipfelförmige Theil bei den Cymbulieen im embryonalen Zustande einen Deckel trägt, wodurch er sich als Protopodium kennzeichnet.

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, ob bei den Gastropoden i. e. S. ein der Flossen der Pteropoden und Heteropoden homologes Organ vorkommt, so können wir dieselbe nach der Auffassung, die wir von der Entwicklung des Molluskenfußes gewonnen haben, ohne Weiteres beantworten: Bei den Gastropoden i. e. S. tritt, wie in allen Klassen des Molluskenreichs, mit Ausnahme der Cephalopoden, als erste Fußanlage das wiederholt gekennzeichnete Protopodium auf. Dasselbe ist die einzige Differenzirung der Bauchseite des Embryo. Niemals sah man noch andre Differenzirungen auftreten, wie es bei den Pteropoden und Heteropoden der Fall ist. Es wächst lediglich das Protopodium, freilich unter Veränderung seiner Gestalt, zu dem definitiven

Fuße aus, gerade so, wie bei den Heteropoden das Protopodium zum Schwanze auswächst. Dasselbe gilt auch von den Lamellibranchiaten.

Bei den Gastropoden i. e. S. und bei den Lamellibranchiaten kommt es also nicht zur Entwicklung eines Deutopodiums; es ist lediglich das ausgewachsene Protopodium vorhanden.

Nachtrag.

Nachträglich möchte ich noch mit einigen Worten auf zwei Arbeiten neueren Datums eingehen, welche mir durch Herrn Geheimrath Professor Dr. R. Leuckart in dankenswerther Weise zugänglich gemacht wurden. Zunächst sei der Arbeit von Nicolas Wagner: »Untersuchungen über die nördliche Clio«[1] Erwähnung gethan.

Wagner giebt hier auch eine Schilderung der Muskulaturverhältnisse von Clio borealis, die einige genauere Angaben über die Gruppirung der Faserverläufe enthält. Bezüglich der Flossenmuskulatur, die uns besonders interessirt, verweist Wagner auf die Angaben Eschricht's als in allen Punkten zutreffend.

Am Schlusse seiner Arbeit stellt Wagner einige phylogenetische Betrachtungen an, die unser größeres Interesse in so fern beanspruchen, als hier der Autor ebenfalls die Flossen der Pteropoden mit der Flosse der Heteropoden homologisirt. Aus hier nicht weiter aus einander zu setzenden biologischen und anatomischen Gründen leitet Wagner den phylogenetischen Ursprung der Pteropoden von den Heteropoden her. Was die Fußbildungen der Pteropoden betrifft, so sieht Wagner in dem hufeisenförmigen Theile die Reste eines Propodiums, in dem zipfelförmigen das Metapodium. Zwischen beiden liegen in seitlicher Entfaltung die Flossen, welche so »durch ihre Lage« als Mesopodium gekennzeichnet werden. Nun sagt Wagner (p. 118): »Wenn wir uns auf dem Mesopodium von Carinaria und Atlanta einen Saugnapf vorstellen, der sich weit nach beiden Seiten in flügelartige Anhänge ausdehnt, aber eingezogen ist, so haben wir den Ursprung jener Vertheilung der Muskelfasern, die bei den Clionen ihre volle Entwicklung hat.«

Wagner modificirt also die Hypothese Huxley's dahin, dass er die Flossenbildung bei Heteropoden und Pteropoden als Mesopodium ansieht. Nach den in meiner Arbeit gegebenen Auseinandersetzungen muss ich diese Auffassung Wagner's natürlich eben so zurückweisen, wie die Huxley's. Dann aber auch scheint mir die Art und Weise der Ableitung der einen Flossenbildung aus der anderen verfehlt. Wie ich mir

[1] »Die Wirbellosen des Weißen Meeres.« Leipzig 1885.

auch die Verbreiterung und Einziehung des Saugnapfes der Heteropodenflosse vorstellen mag, niemals sehe ich die Pteropodenflossen daraus hervorgehen.

Dann sei zuletzt noch erwähnt die kürzlich erschienene Abhandlung von GROBBEN: »Zur Morphologie des Fußes der Heteropoden« (Wien, 1887).

In dieser Arbeit bringt GROBBEN jene ältere, von LEUCKART in seiner »Morphologie der wirbellosen Thiere« zuerst ausgesprochene Auffassung wieder zu Ehren, nach welcher der Saugnapf, den GRENACHER für unwesentlich hält, und welchem auch ich keine weitere Bedeutung beigemessen habe, als ein integrirender Theil des Fußes angesehen wird.

Nach GROBBEN entspricht der Saugnapf der Heteropoden der Sohle des bei einigen Prosobranchiern (z. B. Rostellaria rectirostris) gesonderten vorderen Abschnittes des Fußes, während der Schwanz der Heteropoden dem abgesetzten Deckelträger jener Prosobranchier homolog ist.

Was die Bedeutung der Flosse selbst angeht, so stimmt GROBBEN mit GRENACHER darin überein, dass sie eine den Heteropoden eigenthümliche Bildung ist, hält sie jedoch für eine Differenzirung des Protopodiums und nicht wie GRENACHER für eine vollkommen selbständige Bildung. Er sieht vielmehr in ihr einen Schwimmlappen, der aus dem Protopodium hervorgewachsen ist.

Das Verhalten des Saugnapfes in der Reihe der Heteropoden, auf welches GROBBEN sich bezieht, scheint mir in der That für seine Ansicht zu sprechen. Besonders wird man derselben durch die von Oxygyrus Keraudrenii gegebenen Abbildungen geneigt gemacht. Hier zeigt der Saugnapf eine viel bedeutendere Entwicklung, als bei den anderen Heteropoden, sowohl dem ganzen Körper, als auch besonders der Flosse gegenüber. Auch ist er kein Anhang dieser letzteren, sondern liegt in dem Winkel, welchen der hintere Flossenrand mit dem Rumpfe bildet, so dass er mehr als ein Anhang des Rumpfes erscheint.

GROBBEN zeigt nun, wie der Saugnapf in der Fortsetzung der Reihe der Heteropoden bei Atlanta, Carinaria, Pterotrachea und Firoloides immer mehr an Ausdehnung verliert und dabei auf den Rand der Flosse übergeht, auf welchem er immer weiter nach vorn rückt, bis er bei Firoloides in der Mitte des Vorderrandes angelangt ist. Bei Pterotrachea ist er im Begriff, dem weiblichen Geschlecht ganz verloren zu gehen, und kommt hier nur noch ausnahmsweise vor.

Wie schon bemerkt, scheint mir die Auffassungsweise GROBBEN's wohl begründet zu sein. Vielleicht trifft diese Verbindung der älteren Anschauung LEUCKART's mit der neueren GRENACHER's das richtige Verhalten. Mit den Resultaten meiner Untersuchungen steht die Ansicht

Grobben's jedenfalls nicht im Widerspruch. Nur möchte ich Grobben gegenüber daran festhalten, in der Flosse oder dem Schwimmlappen, in so fern er lediglich der hervorgewachsene Spindelmuskel ist, eine selbständige Bildung im Sinne Grenacher's zu erblicken. Außerdem nehme ich natürlich diesen Schwimmlappen in paariger Anlage auch für die Pteropoden in Anspruch.

Am Ende meiner Arbeit angelangt ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrath Professor Dr. Leuckart für die schätzenswerthen Rathschläge, mit welchen er mich unterstützte, meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen.

VITA.

Ich, Georg Kalide, wurde am 10. December 1861 zu Neumarkt in Schlesien als Sohn des Kaufmanns Heinrich Kalide geboren. Ich erhielt die Taufe nach evangelischem Ritus. Von meinem siebenten bis zum vierzehnten Lebensjahre besuchte ich die Bürgerschule in Neumarkt, um Ostern 1875 in die Ober-Quarta der Realschule (1. Ordnung) am Zwinger zu Breslau aufgenommen zu werden. Diese Anstalt verließ ich Ostern 1882 mit dem Zeugnis der Reife versehen. Entschlossen, mich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen, bezog ich die Universität Breslau, der ich zunächst bis Ostern 1885 als akademischer Bürger angehörte. Während dieser Zeit genügte ich meiner Militärpflicht als Einjährig-Freiwilliger im 2. Schlesischen Grenadier-Regiment Nr. 11. Von Ostern 1885 bis Ostern 1886 studirte ich in Jena. Eine Einziehung, durch die meine Studien eine nochmalige Unterbrechung erlitten, rief mich nach Breslau zurück. Von Neuem immatrikulirt besuchte ich hier die Universität bis Michaeli 1887.

In Breslau hörte ich die Vorlesungen der Herren Prof.Prof. F. Cohn, Engler, B. Erdmann, Friedländer, Partsch, Poleck, Römer und Schneider, sowie diejenigen der Herren Privatdocenten Dr. Körber und Dr. Rohde. In Jena hörte ich bei den Herren Prof.Prof. Eucken, Geuther, Haeckel, Lang, Liebmann, Sohncke, Stahl und Steinmann. Allen genannten Herren spreche ich an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aus.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.